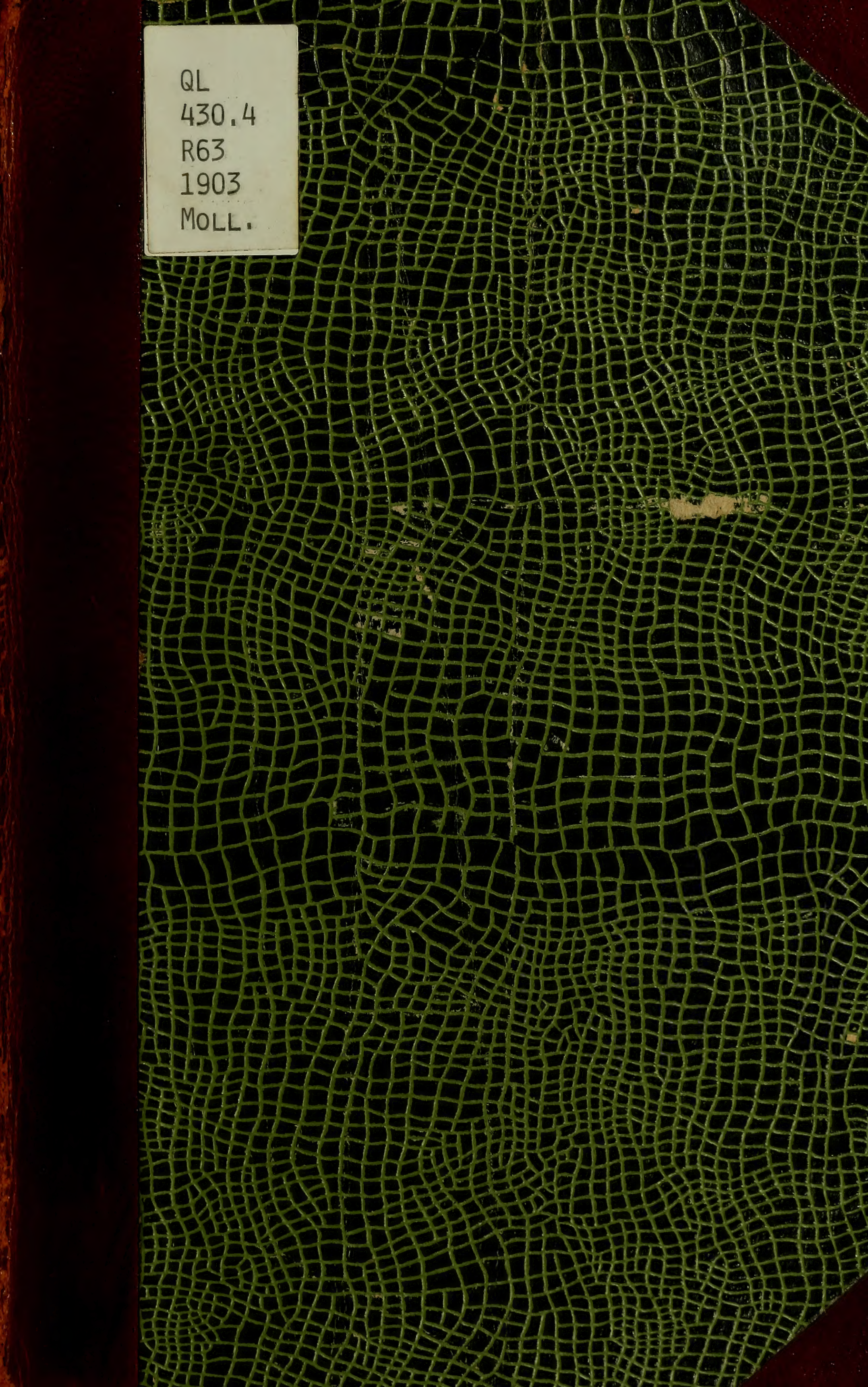
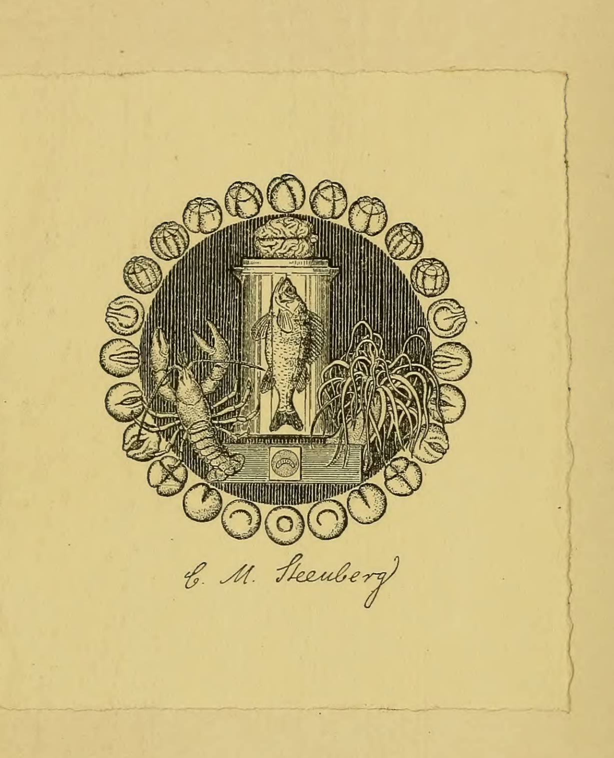
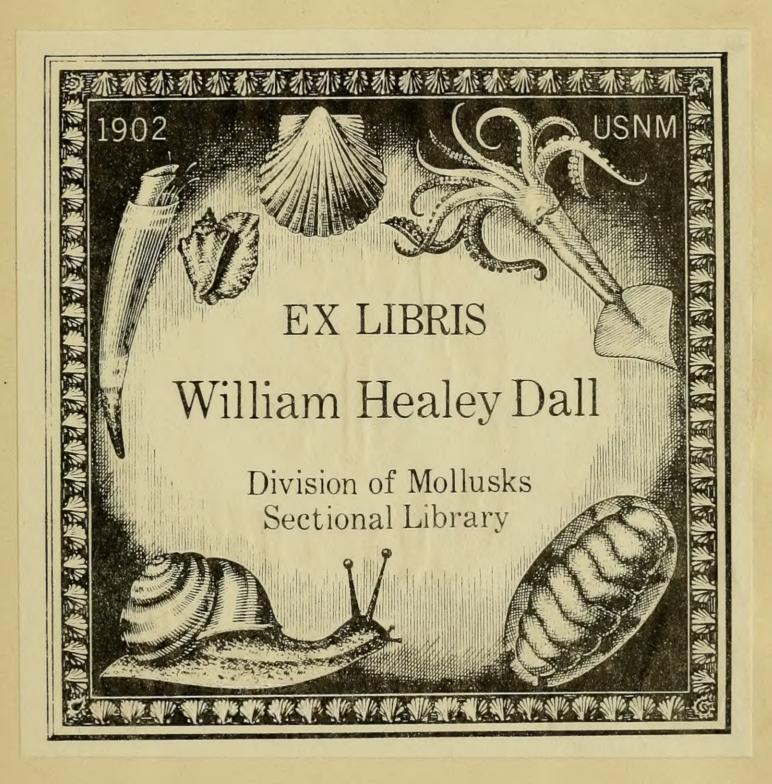



C. M. Steenberg


1902
USNM
EX LIBRIS
William Healey Dall
Division of Mollusks
Sectional Library

C. M. Steenberg

RECHERCHES

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DES

TROQUES

A Monsieur le Dr Yves DELAGE

MEMBRE DE L'INSTITUT,
PROFESSEUR DE ZOOLOGIE A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS
DIRECTEUR DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE ROSCOFF
(LABORATOIRE LACAZE-DUTHIERS)

Hommage de respect et de
reconnaissance.

SÉRIE A. N° 455

N° D'ORDRE
1116

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

A. ROBERT

Agrégé de l'Université, préparateur a la Sorbonne

1re THÈSE. — Recherches sur le développement des Troques.

2e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le Mars 1903, devant la Commission d'examen.

MM. Yves Delage. *Président :*
Gaston Bonnier. } *Examinateurs :*
Munier-Chalmas. }

PARIS

LIBRAIRIE C. REINWALD

SCHLEICHER FRÈRES & Cie, ÉDITEURS

15, RUE DES SAINTS-PÈRES, 15

1903

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen	Gaston DARBOUX, professeur.	Géométrie supérieure.
Professeur honoraire.	Louis TROOST..............	—
Professeurs	LIPPMANN	Physique.
	N...............	Minéralogie.
	BOUTY...........	Physique.
	APPELL	Mécanique rationnelle.
	DUCLAUX.........	Chimie biologique.
	BOUSSINESQ	Physique mathématique et Calcul des Probabilités.
	PICARD	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.
	H. POINCARÉ.....	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
	Yves DELAGE	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
	Gaston BONNIER..	Botanique.
	DASTRE..........	Physiologie.
	DITTE	Chimie.
	MUNIER-CHALMAS	Géologie.
	GIARD	Zoologie, Évolution des êtres organisés.
	WOLF	Astronomie physique.
	KŒNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
	VÉLAIN	Géographie physique.
	GOURSAT.........	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	CHATIN	Histologie.
	PELLAT	Physique.
	HALLER	Chimie organique.
	H. MOISSAN......	Chimie.
	JOANNIS	Chimie (Enseignement P. C. N.).
	P. JANET	Physique — —
	N..............	Zoologie, Anatomie, Physiologie comparées.
Professeurs adjoints .	PUISEUX.........	Mécanique et Astronomie.
	RIBAN	Chimie analytique.
	RAFFY...........	Éléments d'Analyse et de Mécanique.
	LEDUC	Physique.
	HAUG	Géologie.
	HADAMARD.......	Calcul différentiel et Calcul intégral.
	ANDOYER	Astronomie mathématique et Mécanique céleste.
Secrétaire...........	A. GUILLET.	

RECHERCHES

SUR LE DÉVELOPPEMENT

DES

TROQUES

PAR

A. ROBERT
Agrégé de l'Université, Préparateur à la Sorbonne

INTRODUCTION

Lorsqu'en 1895, mon regretté maître H. de Lacaze-Duthiers me fit accorder la situation de préparateur du Laboratoire de Banyuls, j'avais projeté une étude comparative de la torsion des Gastéropodes. Il me semblait que la meilleure manière de se rendre compte de ce phénomène était de l'étudier en détail tel qu'il se présente au cours du développement chez les Gastéropodes tordus considérés comme les plus primitifs. Le groupe des Diotocardes avait été peu étudié sous le rapport de l'embryogénie. Le travail ancien de Claparède n'avait fait connaître que des stades avancés du développement de la Néritine. M. Blochmann, au contraire, n'en avait décrit que les premiers débuts. M. Boutan avait, en 1885, noté les principaux points du développement de la Fissurelle et commencé des recherches sur l'Haliotide.

Parmi les autres types du groupe, les Pleurotomaires, qui auraient été certainement les êtres les plus intéressants à étudier, m'étaient absolument inaccessibles. Mais sur les roches de Banyuls pullulaient les Troques, surtout *Trochus striatus* L, animaux très faciles à

récolter et se prêtant admirablement à un élevage en captivité. Ce fut l'espèce dont j'entrepris tout aussitôt l'étude. Je n'eus pas de peine à constater la torsion chez ces êtres, mais rien ne me permettait de trouver une explication de ce phénomème, ni même de le rattacher à quelque fait connu du développement.

En 1897, parut le mémorable travail de M. Conklin sur l'embryogénie de *Crepidula*. Le savant américain, après une minutieuse étude de la segmentation de cet animal, arrivait à cette conclusion qu'un lien existait entre les phénomènes du fractionnement et la torsion du Gastéropode. Je fus alors amené moi-même à remonter dans le cours de l'ontogénie beaucoup plus haut que je ne me l'étais proposé et à étudier à mon tour la segmentation.

Mais *Trochus striatus*, très commode à élever et à étudier dans les stades avancés, se prêtait fort mal à de pareilles recherches.

Sur ces entrefaites, je passai de Banyuls à Roscoff où je trouvai en abondance *Trochus magus* L, espèce à œufs petits et isolés, qui me permit enfin d'atteindre à quelques résultats. Cette étude de la segmentation, absolument négligée en France, je ne vois guère que M. Viguier qui en ait fait avant moi le sujet d'un travail étendu, prit ainsi dans mes recherches une importance que je n'avait pas prévue, et la torsion, d'abord destinée à être le sujet principal du mémoire, arriva à n'en être plus qu'une sorte d'appendice.

Mon travail est divisé en trois parties : la première, sous le titre de Préliminaires, comprend les conditions accessoires de l'élevage et de la ponte des animaux ; la seconde est l'exposé comparatif, stade par stade, de la segmentation ; dans la troisième, je résume les notions acquises sur les divers groupes de cellules, j'étudie les régions et organes de l'embryon qui en dérivent et j'aborde quelques questions dont l'étude ne pouvait se placer qu'après celle de la segmentation. Enfin la conclusion renferme quelques remarques d'ordre plus général inspirées par les études précédentes.

Qu'il me soit permis, avant d'aller plus loin, de témoigner ma respectueuse reconnaissance à M. Y. Delage, membre de l'Institut,

qui a bien voulu me faire maintenir dans ma situation à Roscoff, me permettant ainsi de compléter mon travail dans les meilleures conditions et de profiter de sa savante direction. Je dois à M. Pruvot, aujourd'hui directeur du Laboratoire de Banyuls, et à M. Hérouard, maître de conférences à la Sorbonne, de bienveillants et précieux conseils, à MM. Labbé, Vignon et Racovitza, ainsi qu'à M. Minchin (de Londres), d'utiles indications de technique microscopique; qu'ils en reçoivent mes plus vifs remerciements. Il serait injuste d'oublier le concours précieux du personnel si dévoué des Laboratoires de Banyuls, de Roscoff et de la Sorbonne et en particulier celui du gardien de la station de Roscoff, C. Marty, dont le dévouement est apprécié par tous.

Première partie

PRÉLIMINAIRES

1° Historique

Je ne connais que trois mémoires antérieurs à mes recherches, où il soit question du développement des Troques.

Le premier remonte à **1827** ; R. E. Grant (p. 123) y indique que les œufs des genres *Trochus* et *Nerita*, au lieu d'être déposés dans des coques de consistance cornée comme ceux des Pourpres et des Buccins, sont enveloppés seulement d'une matière molle et gélatineuse par laquelle ils adhèrent aux fucus. Dans cette masse, chaque larve est entourée d'une mince membrane, à l'intérieur de laquelle elle tourne sans cesse autour de son axe, grâce au mouvement actif de longs cils disposés en un anneau. A maturité, la matière gélatineuse devient tout à fait molle et diffluente ; elle est alors usée et dissociée par le frottement des cils, et les jeunes s'échappent dans l'eau ambiante (p. 125). L'auteur ne parle point du mode de production de cette ponte gélatineuse et ne dit pas sur quoi il se fonde pour attribuer à des Troques les œufs qu'il a étudiés. Ses observations,

très remarquables pour l'époque où elles ont été faites, ne sont malheureusement pas accompagnées de figures.

Il faut aller ensuite jusqu'à **1872** pour trouver une autre étude sur le sujet qui nous occupe. A cette date, M. Salensky décrit et figure quelques stades du développement de ces animaux. Il étudie deux types assez insuffisamment déterminés, qu'il considère avec doute comme deux variétés de *Trochus varius*, l'une d'eau profonde, l'autre côtière. Les pontes de ces deux types ne sont pas identiques ; la forme d'eau profonde produit des pontes agglomérées en une masse albumineuse ; l'autre pond des œufs isolés, mais fixés aux plantes aquatiques. L'émission des œufs n'a été vue qu'une seule fois, et l'on ne dit pas chez quelle espèce. L'éjaculation et la ponte se sont produites en même temps, et l'auteur en conclut à l'absence de fécondation interne (p. 445).

La segmentalion n'est pas décrite en détail. L'auteur se borne à signaler la division de l'œuf en deux, puis en quatre cellules égales, dont les rapports ne sont pas indiqués ; il note ensuite l'apparition au pôle animal de quatre petites cellules, qui se multiplient plus vite que les quatre grosses, de façon à entourer enfin entièrement les produits de celles-ci (p. 446-447).

Le voile apparaît au bout de six heures, sous la forme d'un bourrelet annulaire qui se couvre de cils. En même temps, l'embryon s'allonge et se met à tourner sur lui-même. Il ne possède encore, en dehors du voile, aucun organe différencié. Mais peu après, apparaît la coquille qui se détache peu à peu du tégument en son milieu ; la bouche et l'intestin antérieur se forment comme une invagination de la couche externe, située immédiatement en arrière de la couronne ciliée. Plus loin en arrière, apparaît le pied comme une saillie de la face ventrale. Dans ce pied et aussi dans la partie antérieure du corps, se montrent les premiers éléments du feuillet moyen : c'est-à-dire une couche de cellules, située entre le feuillet externe et le feuillet interne de la larve. Enfin la coquille s'enroule en spirale vers la face ventrale du corps, et l'opercule apparaît du côté dorsal du

pied. Le voile est alors légèrement bilobé et a atteint tout son développement. A ce moment, la larve devient libre chez l'espèce d'eau profonde, et l'auteur ne l'a pas suivie davantage. La forme côtière sort des membranes de l'œuf à un stade plus précoce, où le pied est encore rudimentaire, la coquille réduite et non enroulée, l'invagination buccale à peine commencée (p. 451-452).

Comme on le voit d'après ce résumé, M. Salensky n'a pas suivi la segmentation non plus que la formation du mésoderme, ce qui n'a rien de surprenant étant donnée l'époque à laquelle remonte son travail ; il n'a même eu, ce qui est peut-être plus étrange, aucune idée de la torsion si visible que subissent ces animaux au cours de leur développement.

Le troisième travail où il est question du développement des Troques, est celui de M. E. Hæckel, sur la « *Gastrœatheorie* ». Dans la seconde partie de ce célèbre mémoire (**1875**, p. 425), il indique comme bon exemple de la division inégale et de l'amphigastrula « un Mollusque gastéropode, probablement *Trochus* ou genre voisin », dont la ponte a été recueillie sur la côte de Corse, près d'Ajaccio.

Ici, pas plus que dans le travail précédent, la segmentation n'est suivie dans le détail. Les quatre premières cellules sont égales (p. 426-427), puis il apparaît au pôle animal quatre petites cellules qui sont l'origine de l'exoderme ; celles-ci se multiplient plus vite que les grosses, de sorte qu'on obtient finalement une amphimorula à deux pôles différenciés, l'un composé de petites cellules animales, l'autre de grosses cellules végétatives moins nombreuses. De l'amphimorula on passe à l'amphiblastula par le développement d'une large cavité de segmentation, puis à l'amphigastrula par embolie ou par épibolie (p. 429) ; l'auteur ne spécifie pas quel est le mode de formation réalisé chez le Troque. Il n'y a rien dans cette description qui s'applique plus particulièrement à nos animaux qu'à n'importe quel autre être à division inégale.

L'explication des figures 103 à 110 de la planche XXIV est ainsi

annoncée : « Segmentation inégale et amphigastrula d'un Gastéropode (*Trochus* ?). » Bien que ces figures soient visiblement très schématisées, il me paraît hors de doute qu'elles ne peuvent s'appliquer aux animaux dont je m'occupe. En effet les quatre premières sphères de la division sont représentées à égale distance les unes des autres, laissant entre elles un large espace régulièrement quadrangulaire, de façon à produire une figure symétrique par rapport à un axe. Les quatre premières cellules animales sont figurées rigoureusement superposées aux grosses cellules végétales. Cette superposition ferait croire que la segmentation du Troque est du type « radial » de M. Wilson (**1892**) ou « orthoradial » de M. Conklin (**1897**) et non du type « spiral » dans lequel les quatre premières cellules animales alternent avec les cellules végétatives.

Je ne connais pas d'exemple de dispositions semblables chez aucun Mollusque. La figure de l'amphigastrula, avec sa large cavité centrale et son endoderme à deux assises de cellules, me paraît aussi bien difficile à rapporter à un Troque. Je suis donc convaincu que l'auteur, qui n'a pas observé la production de cette ponte, s'est trompé en l'attribuant à un Troque et qu'il s'agit d'un animal tout différent, bien difficile à reconnaître à cause de la forte schématisation des figures.

2° *Espèces étudiées : leur habitat.*

Mes recherches embryologiques ont porté sur six espèces de Troques, quatre appartenant au groupe *Zizyphinus* Leach (*Trochus granulatus* Born, *Tr. conuloïdes* Lam. *Tr. stratus* L. et *Tr. exasperatus* Penn.) et deux au groupe *Gibbula* Leach (*Trochus magus* L. et *Tr. cinerarius* L.). J'ai eu aussi à m'occuper à d'autres points de vue de quelques autres espèces comme *Trochus* (*Gibbula*) *obliquatus* Gm. et de deux types du groupe *Trochocochlea*, Klein (*Trochus crassus* Pult. et *Tr. turbinatus* Born).

Je n'ai pas observé *Tr. granulatus* Born à Roscoff bien qu'il s'y rencontre, mais seulement à Banyuls où il n'est pas rare dans ce que

M. Pruvot appelle la région côtière, surtout dans la partie vaseuse qui s'étend de 30 à 90 mètres de profondeur environ[1].

Tr. striatus L. a été étudié à Banyuls et à Roscoff. Tous ceux que j'ai observés dans la Méditerranée ont été recueillis à la main sur les cailloux à fleur d'eau voisins du laboratoire et surtout dans les algues qui tapissent les murs du vivier. On peut dans cette végétation, composée surtout d'*Ulva lactuca* et de *Codium tomentosum* récolter leurs pontes par milliers.

A Roscoff, *Tr. striatus* est également très commun dans le voisinage immédiat du laboratoire. Son habitat de prédilection semble être l'herbier de Zostère, notamment celui qui s'étend entre le laboratoire et l'île Verte.

Tr. exasperatus Penn. vit à Roscoff dans les mêmes conditions que *Tr. striatus,* mais il est sensiblement moins abondant; il remonte aussi moins haut que le précédent.

Tr. conuloïdes Lam., que j'ai également étudié à Roscoff, habite aussi les mêmes niveaux que *Tr. striatus* sans toutefois approcher la côte d'aussi près. Il est très commun surtout sur les petits rochers de la baie de Pempoul et à Duon. Dans la grotte si curieuse de cet îlot, grotte qui n'est accessible qu'aux grandes marées, existe en abondance une variété entièrement blanche, fort rare partout ailleurs dans la région de Roscoff.

Trochus magus L. ne se trouve pas en assez grande quantité à Banyuls pour former un matériel favorable aux recherches embryogéniques. C'est uniquement à Roscoff que je l'ai étudié. Il y est très commun dans les ruisselets que laisse après elle la mer en se retirant, sur les graviers du voisinage du laboratoire, et jusque dans la zone des *Himanthalia.* Il est abondant surtout dans les ruisselets de la grève de Pempoul à un niveau relativement très élevé.

[1] G. Pruvot (**1894**), p. 622 et 635. C'est par omission que M. Pruvot ne signale pas l'habitat de cette espèce à Banyuls dans son catalogue (**1897**, p. 629, 6e tableau) ; il a indiqué lui-même sa présence dans la vase côtière du golfe du Lion (**1895**, p. 647).

Quant à *Tr. cinerarius* L., il est très commun, surtout dans les herbiers, en compagnie de *Tr. striatus* et de *Tr. exasperatus.*

Tr. obliquatus Gm., vit encore dans les mêmes parages que les précédents. Il se plaît notamment dans les flaques d'eau creusées dans le granite, dont il imite assez bien la couleur et les dessins.

Trochus turbinatus Born pullule à Banyuls sur les cailloux à fleur d'eau. Il est remplacé à Roscoff par *Tr. crassus* Pult. qui habite les rochers les plus élevés de la zone à *Fucus* et est particulièrement abondant en superbes échantillons sur les rochers du Cerf, au milieu de la baie de Morlaix.

3° *Conservation en captivité.*

Tous ces animaux vivent parfaitement en captivité dans les aquariums où l'eau est constamment renouvelée et aérée. La seule précaution à prendre est de couvrir les bacs qui les renferment, car beaucoup d'entre eux, surtout *Tr. cinerarius* et *crassus,* cherchent à s'échapper en grimpant hors de l'eau aux parois des bacs.

Ce sont des animaux très rustiques pour la plupart; à plusieurs reprises des *Tr. turbinatus* ont été envoyés de Banyuls à Roscoff, des *Tr. magus* de Roscoff à Banyuls et ils n'ont pas laissé de vivre malgré la différence de salure des eaux de l'Océan et de la Méditerranée. *Tr. conuloïdes, obliquatus* et *cinerarius* supportent aussi fort bien les longs voyages. Les petites espèces, comme *Tr. striatus* et *exasperatus* sont beaucoup plus délicates et ne se transportent qu'avec difficulté.

Il est inutile de s'occuper de la nourriture de ces animaux maintenus en captivité, car ils trouvent d'abord des aliments en quantité bien suffisante sur la coquille les uns des autres. Ils sont en effet toujours chargés d'algues développées surtout sur l'apex de la coquille ; le dernier tour de spire de celle-ci est presque toujours dépourvu de ce revêtement. Le fait est bien visible chez *Trochus magus* par exemple qui transporte toujours une grande quantité de Fucus et d'Ulves divers. Cela tient en partie à ce que ces Mollusques,

quand ils éprouvent un contact gênant, frottent leur coquille contre l'obstacle qu'ils rencontrent en la faisant pivoter d'un mouvement rapide alternativement dans les deux sens autour de son point d'attache au corps. Mais ils semblent aussi procéder parfois à un véritable nettoyage de leur coquille; pour cela ils redressent l'extrémité postérieure de leur pied de façon à en appliquer la face dorsale et l'opercule contre la coquille, puis imprimant à celle-ci le même mouvement que précédemment, ils déterminent un grattage énergique qui la débarrasse des algues et des animaux perforants pouvant s'y attacher. Comme le pied n'est pas assez long pour atteindre le sommet de la coquille, celui-ci ne subit pas ce nettoyage et peut ainsi être couvert par les plantes.

Mais la principale source de nourriture des Troques captifs est la végétation abondante qui se développe rapidement dans les bacs. Ces animaux sont sans cesse occupés à brouter contre les parois des aquariums en y cheminant lentement en tous sens. A ce propos il faut remarquer que si M. Simroth (**1882**, p. 25 et **1896**, p. 49,) signale l'absence d'ondulation régulière sur la sole pédieuse des Prosobranches pendant leur progression, cette observation ne s'applique nullement à nos animaux. Chez eux on remarque toujours de part et d'autre de la ligne médiane du pied et perpendiculairement à cette ligne une ou au plus deux ondes contractées, reconnaissables à leur aspect opaque, alternant d'un côté à l'autre. Ces ondes sont contractéees dans le sens de la longueur du pied; au contraire la sole pédieuse est plus large en face d'elles qu'au droit des ondes dilatées qui alternent avec elles. Ce système d'ondes chemine régulièrement sur toute la face plantaire du pied d'arrière en avant, une onde contractée à droite correspondant toujours à une onde dilatée à gauche et réciproquement. Au moment où une onde contractée disparaît à l'extrémité antérieure du pied, il s'en produit une nouvelle à l'extrémité postérieure de sorte qu'il y en a toujours une au moins et deux au plus de chaque côté de la ligne médiane. Les ondes contractées correspondent aux points où la sole pédieuse quitte le substratum. Quand on effraie l'animal en plaçant

dans son voisinage une Astérie, les ondes contractées deviennent des plis profonds nettement séparés du sol, souvent un peu obliques à la ligne médiane et réunis suivant celle-ci par un profond pli longitudinal. Les mouvements sont en même temps bien plus actifs et la progression de l'animal près de quatre fois plus rapide : une mesure m'a donné 138mm. par minute au lieu de 37 mm. dans la progression normale chez *Tr. turbinatus*.

Les Troques sont des animaux herbivores, et pourtant j'ai observé à Roscoff, au mois de septembre 1901, un fait qui m'a fort surpris ; de beaux échantillons de *Palmipes membranaceus* L. Agass. ramenés d'un dragage, avaient été placés dans un bac où se trouvaient en observation des *Tr. conuloïdes*. Le lendemain une de ces Astéries, qui avait été blessée par l'engin de pêche, était attaquée par les Troques qui se mirent à la dévorer ; deux jours après ce fut le tour d'une autre et bientôt il ne resta plus que des traces de ces deux animaux.

4° *Méthodes.*

A. Elevage des embryons.

Il est impossible de se procurer les premiers stades des animaux a œufs libres autrement qu'en conservant des adultes dans des bacs, et toutes les espèces supportent si bien une captivité presque indéfinie dans les bacs de Roscoff et de Banyuls, que l'on a tout intérêt à les faire pondre dans les aquariums. Cela permet tout ensemble une détermination précise de l'âge des embryons et de l'espèce qui les a produits. Pour les types à œufs libres, le meilleur moyen de recueillir leurs œufs est d'isoler dans des cuvettes les femelles dès qu'on les voit pondre et d'y joindre des mâles émettant leur liqueur séminale, pour assurer la fécondation. On peut conserver les embryons deux ou trois jours dans les cuvettes, pourvu qu'on ait soin de les couvrir et de renouveler fréquemment leur eau. Mais, malgré toutes les précautions, on ne peut prolonger ainsi que de très peu de temps la vie des jeunes Mollusques.

C'est alors que les bacs-filtres imaginés par M. Boutan (1898) rendent les plus grands services. Les animaux y vivent et s'y développent admirablemeut : ainsi des jeunes *Trochus magus* provenant de pontes du 24 juin 1898 ont vécu jusqu'a la fin de septembre de l'année suivante dans le bac-filtre même où les œuf avaient été pondus. A cette époque, quelques-uns des jeunes avaient atteint près de deux centimètres de diamètre. Mais, pour étudier les larves conservées dans ces appareils, il faut les pêcher avec un petit filet tant qu'elles sont libres, et plus tard, quand elles rampent contre les parois, les recueillir avec une petite drague ou une large pipette en grattant les parois du bac. Il faut ensuite, sous la loupe ou le microscope, à l'aide d'une pipette très fine, isoler ces petits êtres des grains de sable et des algues qui les entourent.

Dans le but de faciliter quelque peu les premières opérations, j'avais combiné en 1899 un appareil qui a été construit à Roscoff par l'habile gardien de la Station : c'est un petit bac à parois de verre dont le fond est formé d'une plaque de fontaine filtrante de ménage. Les larves étant placées dans ce bac, on y fait arriver directement l'eau d'une pipette d'alimentation ; le liquide s'écoule à travers le fond poreux que les larves ne peuvent traverser. Pour régler la sortie de l'eau de façon que l'appareil ne se vide jamais entièrement, il est commode de l'immerger dans un bac ordinaire d'aquarium, dont le niveau est maintenu constant par un trop-plein. L'écoulement de l'eau à travers la plaque filtrante est assez lent pour qu'on puisse retirer quelque temps l'appareil du grand bac et l'exposer à contre-jour, ce qui permet de voir assez bien les larves et de les pêcher avec une plus grande facilité, et cela d'autant mieux que la masse d'eau qui les renferme est moins grande. On ne peut malheureusement pas diminuer celle-ci au delà de certaines limites parce qu'autrement la surface filtrante deviendrait trop petite et le renouvellement de l'eau trop lent. Bien que cet appareil puisse rendre des services pour des larves peu nombreuses que l'on craint de perdre dans un trop grand espace, il faut avouer que les animaux y vivent un peu moins bien

que dans les appareils de M. Boutan, parce que, la filtration étant plus parfaite, la sortie des excréments et détritus devient encore plus difficile.

L'emploi des bacs à marée, tels qu'ils existent depuis longtemps à Roscoff, ne m'a pas paru avoir de grands avantages.

L'élevage des espèces à ponte agglomérée, où il n'y a pas de stade libre nageant, est beaucoup plus facile, et l'emploi des bacs-filtres n'y est pas indispensable; les larves sont aussi moins difficiles sous le rapport de la pureté et du renouvellement de l'eau : ainsi à plusieurs reprises j'ai vu des pontes jeunes, mises dans un petit flacon d'eau de mer bien bouché, s'y développer normalement jusqu'à l'éclosion.

A partir du moment où les animaux commencent à ramper, leur conservation dans les bacs ne présente plus de grandes difficultés. Les jeunes peuvent alors vivre aussi très longtemps dans l'eau non renouvelée : j'ai retrouvé parfaitement vivants au bout d'un mois des jeunes *Tr. striatus* provenant de pontes mises dans un flacon bouché et qui n'avait pas été ouvert dans l'intervalle. De même un *Tr. magus*, né à Roscoff de la ponte du 24 juin 1898, qui m'avait été envoyé à la Sorbonne le 21 novembre suivant, y a vécu dans un bocal bouché jusqu'au 2 février 1899. Mais son développement semblait n'avoir nullement progressé pendant ce long espace de temps, et de même les jeunes *Tr. striatus* de l'expérience précédente étaient au bout d'un mois exactement dans le même état que lors de leur sortie des enveloppes de l'œuf. Ces animaux peuvent donc supporter une captivité assez longue dans l'eau non renouvelée, mais leur développement s'y arrête et on ne peut employer ce procédé pour l'étude de leur embryogénie.

B. Technique microscopique.

La méthode la plus simple pour étudier le développement est assurément de regarder directement au microscope les animaux vivants ; malheureusement les œufs des Troques sont très opaques et

l'on ne peut avoir ainsi que des notions sur les premiers stades de la segmentation ou sur la forme extérieure des larves.

L'éclaircissement d'embryons tout entiers ne m'a pas rendu de plus grands services : je n'ai jamais pu parvenir à éclaircir d'une façon satisfaisante ces œufs riches en grosses granulations vitellines, ni surtout à les colorer. Jusqu'à une période assez tardive du développement les noyaux prennent fort mal la couleur tandis que la zone de protoplasma qui les entoure en est assez avide, de sorte que les noyaux forment des espaces clairs noyés dans un nuage coloré. J'ai vainement varié de mille manières les méthodes de fixation et de coloration sans parvenir à des résultats satisfaisants, et ce qui m'a le moins mal réussi a été de ne pas colorer du tout, mais il va de soi que ce procédé primitif ne peut donner que des préparations bien peu nettes.

Reste donc la méthode des coupes pour laquelle les espèces à petits œufs libres sont naturellement les plus favorables. Parmi les agents fixateurs, celui qui m'a donné les meilleurs résultats est l'acide chromo-acétique préparé ainsi :

Solution d'acide chromique à 0,5 $^0/_0$ dans l'eau . . .	200 cc.
Acide acétique glacial	3 gouttes

Un séjour d'une heure dans cette solution est suffisant pour assurer la fixation sans gêner les colorations à l'hématoxyline.

Toutes les coupes ont été faites au microtome de Jung. Pour pouvoir obtenir des rubans de coupes assez longs, j'ai fait construire au Laboratoire de Banyuls une sorte de petit chemin de fer, analogue à celui qui s'applique au microtome de Minot : c'est un ruban sans fin monté sur un cadre de cuivre, qui se fixe au moyen de deux pinces au rasoir lui-même. A l'aide d'un pinceau on fait monter l'extrémité du tænia de coupes sur le ruban, et il n'y a plus qu'à faire avancer de temps en temps celui-ci à la main pour obtenir des séries de 20 et 25 centimètres de longueur. Ce petit perfectionnement enfantin a dû dejà venir à l'esprit de bien des chercheurs, mais il est si commode que j'ai cru bon d'en parler ici.

Sauf pour l'étude de quelques premiers stades de la segmentation, où je me suis contenté de coupes de 5 μ., toutes mes sections ont été faites à l'épaisseur uniforme de 3 μ.

J'ai toujours coloré sur coupes et l'hématoxyline de Heidenhain est le colorant qui m'a donné de beaucoup les meilleurs résultats.

Presque toute mon étude de la segmentation a été faite au moyen de reconstructions effectuées selon la méthode bien connue de Born (**1883**), au grossissement de 570 diamètres environ. J'ai eu soin de découper à jour les noyaux dans chaque plaquette de cire, ce qui permet une superposition très précise. Il va de soi que les figures ainsi obtenues ont toujours été contrôlées, autant que cela a été possible, avec des embryons vivants ou des préparations *in toto*.

C. Nomenclature

J'adopte entièrement la nomenclature de M. Conklin (**1897**, p. 33-35), qui me paraît de beaucoup la plus commode, sauf qu'à l'exemple de MM. Mead (**1897**, p. 231, avec nomenclature différente), Child (**1900**, p. 591), et Treadwell (**1901**, p. 403), je donne aux macromères un coefficient nouveau à chacune de leurs divisions. Dans le système que j'emploie, les macromères sont désignés par les majuscules *A*, *B*, *C* et *D*, celle-ci s'appliquant au macromère postérieur qui donnera naissance au mésoderme. Les produits de ces cellules sont représentés respectivement par *a*, *b*, *c*, *d*. Chaque génération de quatre cellules née des macromères, une cellule appartenant à chaque quadrant, porte le nom de « quartette ». Ce nom a été adopté par M. Kofoid (**1894**, p. 181) sous la forme « *quartet* », modifié en « *quartette* » par M. Conklin (**1897**, p. 34) et transporté en français notamment par MM. Boutan (**1899**, p. 239) et Guiart (**1901**, p. 163). Le premier quartette de micromères né des macromères porte le coefficient *1* ($1a$, $1a^1$, $1a^{121}$, etc.), le second, le coefficient *2* ($2a$, $2a^2$, $2b^{122}$, etc.). Lorsqu'une cellule se divise, ses deux produits conservent la formule de la cellule mère, mais à laquelle on ajoute un exposant qui est *1* pour la cellule la plus voisine du pôle animal,

2 pour la plus voisine du pôle végétatif. Ainsi $1a^{12}$ se divise en $1a^{121}$ $1a^{122}$, la première cellule étant la plus rapprochée du pôle animal. Quant aux macromères, je leur attribue, à chacune de leurs divisions, le coefficient du quartette qu'ils viennent d'émettre. Ainsi le macromère *A* se divisera en *1a* et *1A* ; plus tard, celui-ci en *2a* et *2A*, et ainsi de suite.

Je considère le pôle animal comme supérieur, le pôle végétatif comme inférieur. La direction des divisions est celle des fuseaux et non celle de la cloison séparatrice des cellules filles. Regardant l'embryon par le pôle animal, si un fuseau est disposé suivant une spirale montant vers ce pôle en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre, le clivage est dit « oblique à droite » ou « dexiotropique », et je le représenterai par δ dans mes tableaux. Dans le cas contraire, il est « oblique à gauche » ou « læotropique » et à l'exemple de SELENKA (**1881**), je le noterai λ. Si, comme le faisait FOL (**1875**, p. 115, note; **1876**, p. 114 et 115, note), on suppose un observateur placé dans l'axe de l'œuf, la tête vers le pôle animal, il verra les fuseaux dexiotropiques monter de sa gauche vers sa droite et les læotropiques de sa droite vers sa gauche. Dans le cas très rare où un fuseau s'orienterait exactement suivant un parallèle la cellule située le plus à droite en tournant dans le sens des aiguilles d'une montre portera l'exposant *1* ; j'appellerai ce mode de division clivage « parallèle » ou « transversal » et le noterai π. Si le fuseau est exactement suivant un méridien, la cellule *1* sera la supérieure et le clivage sera dit « radial » et noté ρ.

5° *Ponte*

A. ÉPOQUE DE LA PONTE

Il ne semble pas y avoir d'époque rigoureusement déterminée pour la maturité sexuelle ; cependant il y a des saisons où les pontes sont beaucoup plus nombreuses.

Je n'ai observé qu'une fois la ponte de *Trochus granulatus* : c'était au mois de novembre à Banyuls.

Trochus striatus, en captivité à Banyuls m'a donné des pontes à peu près toute l'année. Même en plein hiver j'ai pu en obtenir quelques-unes ; mais c'est à partir du 15 mars qu'elles deviennent réellement abondantes et c'est vers la fin d'avril qu'elles sont le plus nombreuses : à cette époque, la glace du grand bac dans lequel vivaient ces animaux en était parfois couverte, surtout dans sa partie supérieure, non loin de la surface de l'eau. A partir du mois de mai leur nombre décroît sensiblement et l'on constate une mortalité assez grande parmi les adultes épuisés par la ponte.

A Roscoff, c'est surtout à la fin du mois d'août que les pontes sont nombreuses, mais on en trouve un certain nombre sur les feuilles de zostère de juin à septembre.

Trochus exasperatus semble pondre exactement à la même époque.

Pour *Trochus conuloïdes* c'est au milieu de juillet que se place l'époque de plus grande fréquence des pontes et l'on en trouve à la grève de mai à octobre. La plus précoce a été trouvée par le gardien de Roscoff le 20 avril 1901.

Des *Trochus magus* envoyés de Roscoff à Banyuls en 1896 y ont émis des spermatozoïdes le 10 mars ; mais je n'ai pu constater la ponte.

A Roscoff c'est presque exclusivement à la fin de juin que cette espèce émet ses produits sexuels ; j'ai encore observé pourtant quelques individus pondant jusqu'au 10 juillet en 1901.

Trochus cinerarius pond en juin comme le précédent.

A Roscoff, c'est donc la fin de juin et le commencement de juillet qui sont l'époque la plus favorable pour l'étude qui nous occupe.

B. Emission des oeufs

On sait que chez les Troques les sexes sont séparés et qu'il n'y a pas de dimorphisme sexuel apparent.

Au point de vue de la ponte, il faut distinguer deux catégories de Troques, les uns produisant des pontes agglomérées par une masse gélatineuse, les autres émettant des œufs isolés.

Grant (**1827**, p. 123) connaissait déjà les pontes agglomérées et M. Salensky (**1872**, p. 445) a remarqué une différence dans la constitution de la ponte des deux espèces par lui étudiées : l'une des deux formes produit des pontes agglomérées en gâteaux albumineux, l'autre émet des œufs isolés qu'elle fixe aux plantes aquatiques. Cette fixation me fait douter qu'il s'agisse réellement là d'une forme à œufs libres, et je me demande si ce ne serait pas plutôt un type chez lequel la matière gélatineuse commune serait peu abondante. Dans les exemples que j'ai observés, quand il n'y a pas de glaire gélatineuse, les œufs sont accompagnés seulement d'une quantité relativement faible de mucus et sont entrainés librement dans l'eau ambiante, sans jamais être fixés à quoi que ce soit. C'est à peine si un long séjour dans l'eau tranquille d'une cuvette leur permet une légère adhérence au fond de celle-ci, adhérence immédiatement rompue par un mouvement un peu vif de l'eau. Le révérend Cooke (**1895**, p. 125) parle aussi des pontes agglomérées des Trochidés, j'ignore d'après quelles observations.

J'ai signalé en **1898** (p. 784) l'émission d'œufs isolés chez *Trochus magus* et *Tr. cinerarius*, et la présence de pontes agglomérées dans les espèces *Tr. striatus* et *Tr. granulatus*; en **1901**-*a* (p. 850) j'ai ajouté à ce second groupe les noms de *Tr. conuloïdes* et *Tr. exasperatus*.

Voici ce que j'ai observé chez *Tr. granulatus*. Plusieurs beaux échantillons de ces animaux, provenant de fonds de 60 mètres environ, avaient été placés dans un des grand bacs de l'aquarium de Banyuls. Le 22 novembre 1895, je remarquai dans ce bac un cordon gélatineux mou de 0m40 environ de longueur, d'une forme générale cylindrique assez irrégulière, et d'un diamètre variant entre 0m002 et 0m005. Cette masse, assez enchevêtrée, flottait à la surface de l'eau, lâchement collée en deux ou trois points contre la paroi postérieure

du bac. Disséminés à l'intérieur de cette gelée incolore, se voyaient un nombre considérable d'œufs de couleur jaunâtre et disposés sans ordre apparent. A midi, j'eus la bonne fortune d'assister à la production de la ponte. L'un de ces animaux s'était élevé contre la paroi du bac jusqu'à la surface de l'eau; il était presque immobile, dressé sur la moitié postérieure de son pied, la partie lamelleuse antérieure de l'épipodium du côté droit repliée, de façon à former un tube à peu près complet, dont une moitié émergeait hors de l'eau. Par cette sorte de siphon sortait un cordon gélatineux identique à celui que j'avais déjà observé. Il contenait un chapelet d'œufs qui, dès l'orifice du siphon, se pelotonnait dans la masse glaireuse, de façon à perdre toute régularité. Je ne pus malheureusement assister qu'aux premiers stades de la segmentation de ces œufs, car le mistral se leva dans la soirée et, comme les grands bacs s'ouvraient à cette époque à l'extérieur du bâtiment, l'eau fut vivement agitée, la ponte détruite et les œufs dispersés pendant la nuit.

La ponte de *Tr. conuloïdes* est très semblable à celle-ci. C'est encore un cordon gélatineux cylindrique, d'ordinaire un peu plus régulier, et peut-être un peu plus consistant que le précédent, mesurant 0m30 à 0m35 de longueur et 0m003 à 0m004 de diamètre, contenant des œufs très nombreux et jaunâtres. Comme le précédent, il est souvent flottant en partie à la surface de l'eau des bacs et lâchement fixé aux parois ou aux algues voisines. En regardant avec attention une ponte fraîche, c'est-à-dire avant qu'elle soit envahie par les algues diverses qui la rendent bientôt verte et opaque, on peut assez souvent reconnaître que les œufs sont disposés en un chapelet, qui semble tassé à l'intérieur d'un manchon gélatineux; les œufs sont entourés d'épaisses coques transparentes, dont la surface externe devient polyédrique par pression réciproque. Bien que j'aie obtenu un grand nombre de ces pontes dans les bacs de Roscoff, je n'ai jamais eu la bonne chance d'assister à leur production.

Par contre, j'ai maintes fois observé ce phénomène chez *Tr. striatus*. La ponte de cette espèce est constituée par une masse géla-

tineuse, ovoïde, aplatie, incolore, de $0^{m}02$ à $0^{m}04$ de grand axe sur $0^{m}01$ à $0^{m}015$ de petit axe, solidement fixée par une de ses grandes faces aux parois des bacs ou aux algues et zostères au milieu desquels



Fig. I. — *Trochus striatus*, vu à travers la glace d'un bac contre laquelle il pond. — Grossi deux fois. — Croquis faits de minute en minute des positions successives de l'animal; la trace de la sole pédieuse dans la position n° 7 est indiquée en pointillé sur les autres figures.

vivent ces animaux. Dans cette masse court un chapelet assez régulier d'œufs blanchâtres, disposé en spirale aplatie.

La figure ci-jointe I représente une série de croquis faits de minute en minute d'un *Tr. striatus* pondant contre la glace d'un grand bac de Banyuls. On y voit que l'animal semble chercher à faire

le moins de mouvements possible. Pour bien faire sentir le faible déplacement total de l'animal, j'ai indiqué en pointillé sur chaque croquis la trace de la sole pédieuse dans sa position moyenne, celle qu'elle occupe dans le nº 7. On remarquera entre 2 et 3 un léger recul, manifesté par une contraction générale de l'animal, de 4 à 8 un mouvement de progression vers la droite et le bas, entre 8 et 10 un mouvement de recul vers la gauche, puis une nouvelle extension vers la droite et le bas. On notera que l'extrémité postérieure du pied de l'animal s'est à peine déplacée de quelques millimètres, et pourtant le cordon d'œufs déposé pendant ce temps atteint près de $0^m,06$ de longueur. L'émission des œufs a toujours lieu par le repli épipodial droit enroulé en siphon; leur ensemble est noyé dans une masse commune si transparente que l'on s'aperçoit à peine contre la glace du bac.

La ponte de *Tr. exasperatus* est tellement identique à celle de *Tr. striatus* qu'il est impossible de l'en distinguer, et qu'il faut isoler soigneusement les deux espèces pour être certain de ne pas se tromper dans l'attribution des pontes à l'une ou à l'autre.

Parmi les Troques à œufs isolés, celui que j'ai observé le plus souvent est *Tr. magus*. Il faut cependant une certaine attention pour apercevoir la ponte, car les œufs sont petits, jaunâtres, et se confondent facilement avec les grains de sable du fond des bacs. Ici encore, la femelle reste peu active pendant la ponte ; à demi contractée, presque immobile, elle laisse échapper comme un courant régulier ses petits œufs isolés, accompagnés d'une certaine quantité de mucus. Parfois, vers la fin de l'opération, quelques mouvements de radula indiquent qu'elle se remet à brouter lentement les algues voisines. De temps en temps, sans doute quand elle est gênée par une accumulation des œufs dans sa cavité palléale, elle détermine une brusque contraction de celle-ci, qui expulse violemment une masse d'œufs et disperse ceux qui se sont déposés autour d'elle.

Les choses se passent absolument de la même manière pour *Tr. cinerarius*, avec cette seule particularité que j'ai vu quelquefois

cette espèce émettre ses œufs, l'animal étant fixé au-dessus du niveau de l'eau. Ils s'écoulent alors en petite traînée le long de la paroi du bac jusque dans l'eau où ils se dispersent.

Chez toutes les espèces étudiées, le mâle émet de son côté ses produits sexuels dans l'eau ambiante. D'ordinaire, quand l'éjaculation commence, le mâle se promène avec agitation parmi les groupes de ses congénères et assez souvent s'élève contre la paroi du bac tout près de la surface; plus tard, ses mouvements se calment peu à peu, et il recommence le jeu incessant de sa radula. Par son siphon épipodial droit s'échappe un jet continu de sperme blanc, rappelant assez bien un jet de vapeur, qui va se diffusant dans l'eau. Une forte proportion de mucus l'accompagne et forme à la surface de l'eau une couche huileuse que le jet alimentant le bac soulève en bulles comme de l'eau de savon. C'est même à ce caractère que l'on peut le plus facilement s'apercevoir que ces animaux émettent leurs produits sexuels : lorsqu'on voit apparaître cette mousse, on peut être certain que des mâles ont éjaculé, et c'est à ce moment qu'on a le plus de chance de voir quelques femelles émettre à leur tour leurs produits génitaux.

Comme on le voit, il n'y a pas d'accouplement; c'est ce que pensait avec raison M. Salensky dès **1872** (p. 445). Aussi n'y a-t-il pas d'organe copulateur. On a pourtant décrit (Clark (**1855**, p. 313) chez *Tr. tumidus* un pénis placé sous le tentacule droit, dans la situation correspondante à celle qu'il occupe chez la Néritine. Mais M. Pelseneer (**1899**, p. 47) fait remarquer avec raison que la petite saillie, ou le petit appendice aigu, que l'on observe au-dessous et en arrière du pédoncule oculaire droit ne peut être un pénis parce qu'il existe chez les deux sexes, est imperforé et n'est parcouru par aucune gouttière ciliée. Nous verrons qu'il s'agit d'un organe sensoriel tout semblable à ceux qui sont situés à la base des tentacules épipodiaux. Pour expliquer son existence à droite seulement, j'ai supposé (**1901**-*a*, p. 851) qu'il était en rapport avec l'émission des produits sexuels.

Les produits génitaux sont évacués par le rein droit, ainsi qu'il est facile de s'en assurer en brisant la coquille d'un animal en train de pondre et en ouvrant sa cavité palléale : on voit alors par transparence les œufs traverser la cavité du rein droit et sortir par l'orifice externe de cet organe.

On sait qu'il existe chez les Trochidés deux reins, l'un droit, seul fonctionnel comme rein, situé ventralement au péricarde et s'ouvrant dans la cavité palléale à droite du rectum, l'autre gauche, dit aussi sac papillaire, tout entier situé dans le manteau et s'ouvrant à gauche du rectum par un orifice en forme de fente transversale. La question de la valeur morphologique de ces organes qui a donné matière à de nombreuses discussions, semble aujourd'ui définitivement tranchée. On se rappelle que M. v. JHERING (**1877**-*b*, p. 587, chez *Turbo*, et **1891** p. 172, chez les Trochidés) admettait l'existence d'un orifice génital distinct de l'orifice rénal dans la cavité palléale, et que pour M. BELA HALLER (**1884**, p. 28, note, **1886**, p. 18-27, **1894**, p. 121-122, **1900**-*a*, p. 61-66) il n'y aurait eu chez les Trochidés qu'un seul rein (le droit), dont le sac papillaire aurait été le canal excréteur, de sorte qu'une communication aurait existé entre ces deux organes; l'orifice considéré aujourd'hui comme celui du rein droit aurait été celui d'un canal génital entièrement séparé de l'appareil rénal.

M. Remy PERRIER (**1889**, p. 119) et v. ERLANGER (**1892**-*a*, p. 593) croient au contraire à l'existence de deux reins entièrement séparés. M. PERRIER, sans le dire expressément, paraît admettre que la glande génitale s'ouvre dans le rein droit, et ce semble être aussi le fond de la pensée de v. ERLANGER, bien qu'il ne l'exprime pas fort nettement; ainsi page 595 de son mémoire, il paraît admettre un canal génital distinct : « There is a very short true genital duct in *Trochus* and *Turbo*. The gonad which lies quite close to the right kidney discharges its products into the mantle cavity as v. JHERING has already stated. » Au contraire, page 605, il admet une déhiscence de la gonade dans le rein droit : « The genital products always pass through the

right renal organ, either by bursting of the gonad through the walls of the right kidney, as in *Patella* and *Trochus*, or being admitted through a kind of valve (*Haliotis*)... ». Mais dans la note placée au bas de la même page il reprend l'hypothèse d'un orifice génital entièrement distinct : « In *Turbo* and probably also in *Trochus* the genital gland has a separate opening into the mantle cavity. »

Quoi qu'il en soit de ces incertitudes, en **1893** M. Pelseneer trouva des produits sexuels dans la cavité du rein droit (p. 157, et pl. XXV, fig. 224 X). Plus tard (**1896**, p. 141 et **1899**, p. 53-54), il découvrit la communication directe et permanente de la glande génitale avec cet organe, et M. Bela Haller reconnut lui-même très loyalement (**1900**-*b*, p. 189) qu'il s'était trompé et que les préparations de M. Pelseneer l'avaient convaincu de l'existence de deux reins, le droit recevant les produits de la glande génitale. Mais il persiste encore à admettre une communication entre les deux reins, décrite et figurée par lui en **1886** (p. 21 et fig. 28) et croit en avoir observé un « rudiment » dans les préparations de M. Pelseneer. Pour ma part, je n'ai jamais sur mes coupes trouvé trace de cette communication, pas plus que MM. R. Perrier, v. Erlanger et Pelseneer, et je ne puis, ainsi que je l'ai déjà fait en partie en **1900** (p. 411-412), que confirmer d'une façon absolue les observations de ce dernier auteur.

Ainsi, mettant à part cette question accessoire de la communication entre les deux reins, tout le monde semble bien d'accord pour reconnaître que les produits génitaux sont émis par l'orifice du rein droit.

C. Origine des mucus et de la glaire.

Il nous reste encore à examiner une question au sujet de la ponte des Troques, celle de l'origine des substances accessoires qui accompagnent les produits sexuels lors de leur émission.

L'origine du mucus assez abondant qui est émis par les deux sexes en même temps que leurs produits sexuels, est facile à trouver dans les nombreuses glandes unicellulaires disséminées dans la cavité palléale, et surtout accumulées en deux points différenciés du plafond de

cette cavité. Là, elles constituent d'une part, à gauche du rectum, la « glande hypobranchiale » (*Hypobranchialdrüsse*) de M. Bela Haller (**1884**, p. 28, note), d'autre part, à droite du rectum, l'organe que le même auteur avait d'abord pris pour un rudiment de branchie droite (Ibidem). Il a reconnu en **1894** (p. 124) que cette hypothèse manquait de démonstration ontogénétique. Ces deux organes, fort bien décrits par M. Thiele, qui en ignorait l'usage (**1897**, p. 640-641 et fig. 7 et 8, pl, XXXI), sont de légers plissements du tégument de la cavité palléale sur lesquels les cellules glandulaires sont très abondantes.

M. Bela Haller se trompait, je crois, quand il supposait (**1884**, p. 28, note), que la glande hypobranchiale servait à réunir les œufs en cordon. En effet, elle existe, avec un développement tout à fait comparable, chez les espèces sans ponte agglomérée et chez les deux sexes. C'est bien plutôt le mucus diffluent, secrété partout lors de l'émission des produits sexuels, qu'il faut lui rapporter.

Quant à la glaire des pontes agglomérées, je crois en trouver l'origine dans un renflement glandulaire puissant, situé sur le canal excréteur du rein droit que parcourent les œufs lors de leur expulsion. Ce renflement a été décrit par M. R. Perrier, en **1889** (p. 125). « Quant à l'uretère... [dit-il], il est assez développé dans le genre *Trochus*, où il offre au-dessous de la veine transverse un renflement en forme d'ampoule allongée très caractéristique. L'épithélium qui le tapisse intérieurement est rempli de cellules à mucus qui, lorsqu'on laisse l'animal longtemps dans l'eau, se gonflent énormément, remplissent l'ampoule et font quelquefois éclater ses parois. Chez les *Monodonta*, cette partie est au contraire peu développée et constituée par un tube très court, sans renflement, qui se termine par un orifice dont les bords sont festonnés et présentent quelquefois d'assez longues papilles [1]. »

[1] Les figures 17, planches VI et 22, planche VII de M. Perrier représentent ces organes chez *Tr. zizyphinus* et chez *Monodonta monodon*. Pour ce dernier animal, il s'agit évidemment de *Trochocochlea crassa* et non d'un véritable *Monodonta*.

D'autre part M. Bela Haller, en **1894** (p. 122) observa ce même renflement, qu'il appela « uterus », chez la femelle de *Turbo rugosus* et de *Trochus zizyphinus* et remarqua que, chez le mâle, le canal correspondant était beaucoup plus étroit et plus court. Chacun de ces deux auteurs a vu une moitié de la vérité. M. Perrier a remarqué que le renflement manquait chez certaines espèces, M. Bela Haller qu'il manquait chez les mâles. En réalité, il n'existe que chez les femelles des espèces à ponte agglomérée.

Chez la femelle de *Trochus conuloïdes* par exemple, on constate que le canal excréteur du rein droit, arrivé au niveau du ganglion viscéral et de la veine palléale transverse, au moment où il pénètre dans le manteau, se dilate brusquement en un organe d'un blanc rosé mat, situé à droite du rectum, au plafond de la cavité palléale. Ce renflement présente une forme très analogue à celle du rein gauche et atteint à peu près le même volume au moment de la ponte. Chez *Tr. striatus* le renflement est plus allongé et relativement plus volumineux encore.

La lumière de l'organe est très réduite et ses parois sont d'une grande épaisseur. Elles sont constituées, sous l'épithélium de la cavité palléale qui est très aplati, par un stroma conjonctif peu épais, envoyant vers l'intérieur des replis, et portant un épithélium de cellules glandulaires immenses, atteignant jusqu'à 100 μ de longueur chez *Tr. striatus* et 250 μ chez *Tr. conuloïdes*. Ces éléments sont séparés par des cellules de soutien extrêmement étroites, presque filiformes sur la majeure partie de leur longueur, et avec plateau étroit finement cilié.

Il y a là, comme on le voit, tout ce qu'il faut pour secréter la glaire épaisse qui empâte les œufs de ces animaux. Chez les femelles dont les œufs sont émis isolément et chez les mâles de toutes les espèces, l'uretère ne présente aucune dilatation, et son épithélium est partout dépourvu de ces énormes cellules glandulaires ; le plus souvent même les cellules rénales existent sur toute sa longueur avec leurs caractères habituels ; ainsi s'explique que chez *Tr. turbinatus* par exemple,

après une injection de fuchsine S ou de carmin d'indigo, le rein soit coloré jusqu'à son orifice.

L'absence de tout renflement glandulaire sur l'uretère droit des femelles de *Tr. obliquatus*, *Tr. turbinatus*, et *Tr. crassus* me semble mettre hors de doute l'absence de ponte agglomérée chez ces espèces, tandis que la découverte d'un pareil organe chez la femelle de *Tr. zizyphinus* par M. Bela Haller (**1894** p. 121) permet de rapprocher cette espèce de *Tr. conuloïdes* et des autres types à ponte agglomérée. Il semblerait d'après cela que les espèces du groupe *Zizyphinus* ont des pontes agglomérées tandis que celles des groupes *Gibbula* et *Trochocochlea* pondent leurs œufs isolément.

D. Membrane de l'oeuf

Chez aucune espèce de Troque, je n'ai constaté la présence d'une enveloppe qu'on puisse considérer avec certitude comme une membrane vitelline. Mais, chez les *Gibbula*, il existe autour de chaque œuf une coque gélatineuse, très gonflable par l'eau, si bien qu'elle peut atteindre, aussitôt après la ponte, une épaisseur égale au diamètre de l'œuf lui-même. La partie externe en est très diffluente, de sorte que sa limite extérieure est difficile à apercevoir. Intérieurement cette coque est limitée par une membrane très mince, toujours située à une certaine distance de l'œuf lui-même, qui flotte librement dans son enveloppe. La coque est extensible ; on la voit souvent s'accroître à mesure que l'embryon se développe, et la larve nage dans un espace sensiblement plus grand que celui qui enfermait l'œuf lors des premières phases de la segmentation.

Il existe à la membrane interne un micropyle, constitué absolument comme celui que M. Boutan a décrit chez la Fissurelle (**1885**, p. 70 et fig. 2, pl. XXXVIII) : c'est un prolongement vers l'extérieur en forme de goulot de bouteille court et à bord externe découpé en petites dents (fig. 14, pl. XIII-*m*). C'est certainement ce micropyle qui a été représenté par M. Salensky (**1872**, fig. 4, pl. XXXVII) bien qu'il n'en parle pas dans son texte. Dans le cas des pontes agglomérées, la

coque des œufs a peut-être une consistance un peu plus grande ; sa partie externe gélatineuse se confond avec la masse glaireuse commune.

La Fissurelle, d'après M. BOUTAN (**1885**, p. 67) forme, au point de vue de la ponte, une intéressante transition entre les deux groupes de Troques, puisque chaque œuf avec sa coque a exactement la constitution d'un œuf libre de Troque, et que cependant leur ensemble constitue une ponte fixée au support : cela est comparable à une ponte agglomérée de Troque dans laquelle la glaire commune serait réduite presque à rien. Parmi les autres animaux voisins, l'Haliotide pond des œufs libres, accompagnés seulement d'un mucus auquel M. BOUTAN (**1885**, p. 144) donne la même origine que je le fais pour les Troques ; la Patelle semble émettre des œufs libres (PATTEN, **1886**) ; la Néritine produit des coques cornées spéciales (CLAPARÈDE, **1857**).

E. DIMENSIONS DES ŒUFS

L'œuf insegmenté, considéré indépendamment de ses membranes, présente des dimensions très variables suivant les espèces auxquelles on s'adresse, et surtout suivant que la ponte est ou n'est pas agglomérée. Voici les résultats de quelques mesures prises sur quatre espèces. C'est *Tr. magus* qui a les œufs les plus petits : leur diamètre varie entre 105 et 125 μ ; puis vient *Tr. striatus* avec le diamètre de 155 à 180 μ. Les œufs de *Tr. crassus* mesurent 175 à 190 μ, ceux de *Tr. conuloïdes* 260 à 300 μ. Le diamètre moyen des œufs de *Tr. exasperatus* est à peu près identique à celui des œufs de *Tr. striatus* et celui de *Tr. cinerarius* à celui de *Tr. magus*.

Espèces	Volume de l'adulte	Diamètre moyen des œufs	Volume des œufs
—	—	—	—
Tr. magus. . . .	5 cmc. 00	0 mm. 115	0 mmc. 000789
Tr. cinerarius .	1, 00	0, 115	0, 000789
Tr. striatus. . .	0, 25	0, 167	0, 002435
Tr. exasperatus.	0, 25	0, 167	0, 002435
Tr. crassus . . .	3, 00	0, 182	0, 003153
Tr. conuloïdes .	3, 33	0, 280	0, 011494

Si l'on compare le volume des œufs avec celui des adultes (pris dans l'alcool), on constate qu'il n'y a aucun parallélisme entre ces deux séries de nombres. L'espèce la plus volumineuse a précisément les œufs les plus petits. D'une façon générale les œufs libres sont plus petits que ceux des pontes agglomérées, mais même dans chacun des deux groupes, il n'y a aucune proportionalité entre les dimensions des œufs et celles des adultes. Tout cela ne confirme pas du tout la règle que M. Conklin (**1897**, p. 25, note) croit vraie pour les Gastéropodes, à savoir qu'il y a corrélation entre la suppression de la forme larvaire libre et par conséquent le grand volume des œufs d'une part, et la réduction de taille de l'adulte d'autre part. Il manque toutefois ici un important élément de comparaison, le volume total de la ponte et le nombre des œufs : mais ces quantités varient dans la même espèce d'une façon si considérable qu'une moyenne ne pourrait guère donner de résultats instructifs, et il est impossible d'évaluer avec quelque précision le nombre total des œufs chez les formes où ils sont libres, car il est bien difficile de recueillir tous les œufs d'une même ponte.

Il est intéressant de noter que, quel que soit le volume des œufs, le développement se fait d'une façon presque identique chez toutes les espèces. *Tr. magus* étant le plus commode à étudier, c'est à lui, à moins d'indication contraire, que se rapportent plus spécialement les résultats que je décrirai par la suite ; mais il est bien entendu que les résultats s'appliquent aussi d'une façon générale aux autres espèces ainsi que je m'en suis assuré.

F. Durée du développement

Ainsi qu'on doit s'y attendre, l'époque de l'éclosion des larves est très différente suivant qu'on a affaire à une espèce ayant des œufs libres ou à un type à pontes agglomérées. Néanmoins le développement général a lieu avec une rapidité très comparable chez les trois espèces pour lesquelles j'ai pu recueillir des données à cet égard.

Voici tout d'abord les grandes époques du développement chez le type que j'ai le mieux étudié, *Trochus magus*. Des œufs pondus le 20 juin 1901 de 3 h. à 3 h. 1/2 de l'après-midi (la ponte dure une demi-heure à trois quarts d'heure en moyenne), étaient divisés en deux cellules à 4 h. 1/4, en quatre à 5 h., en huit à 5 h. 3/4, douze et seize à 6 h., trente-six à 7 h. 1/2, cinquante et soixante à 8 h., quatre-vingts et quatre-vingt-dix à 9 h. J'ai compté cent huit et cent dix huit cellules à 10 h. 1/2, cent quarante cinq à 11 h. du soir, deux cent vingt huit à 1 heure du matin. A minuit trois quarts dans cette même nuit, j'ai vu apparaître les cils sur les cellules du voile encore disposées sur deux rangées ; à 1 h. 1/2 du matin, les cellules étaient presque régulièrement ordonnées en un seul anneau ; à 2 h. 1/2 du matin, le voile avait atteint tout son développement et permettait à l'embryon de prendre un mouvement de rotation assez rapide dans sa coque. A 5 h. 1/2 du matin, le 21 juin, beaucoup de larves quittaient leur coque sous la forme d'une trochophore extérieurement symétrique, avec glande coquillière non évaginée et rudiment de pied. A 6 h. 1/2 la coquille apparaissait, et à midi, elle était légèrement nautiloïde. A 2 h. après midi, la torsion se montrait nettement à l'extérieur ; elle était achevée vers 7 h. du soir. Le 23 juin à 5 h. du matin, la plupart des larves étaient tombées au fond de la cuvette et ne se servaient plus que rarement de leurs cils pour nager ; elles étaient capables de se rétracter partiellement dans leur coquille ; les yeux étaient apparus. Le 24 juin marqua l'apparition des tentacules céphaliques et le commencement de la reptation au moyen des contractions du pied et surtout du mouvement ciliaire actif de la face plantaire de cet organe ; les larves étaient encore capables de nager au moyen du voile, mais avec difficulté. Enfin le 27 juin se montrèrent les tentacules épipodiaux.

Voici maintenant quelques données résultant des moyennes, pour les trois espèces que j'ai plus spécialement étudiées. Les chiffres expriment le nombre d'heures écoulées depuis la ponte. Pour *Tr. conuloïdes* dont je n'ai pas observé l'émission des œufs, j'ai choisi

comme point de départ, la ponte la plus jeune que j'aie pu observer : les œufs commençaient à peine leur division en deux.

	Tr. magus —	Tr. conuloïdes —	Tr. striatus —
Véliger complet	18 h.	24 h. 1/2	22 h.
Eclosion	20 h.	—	—
Torsion, début	29 h.	30 h. 1/2	34 h.
— fin	36 h.	36 h. 1/2	42 h.
Apparition des tentacules céphaliques	90 h.	54 h. 1/2	69 h.
Apparition des tentacules épipodiaux	150 h.	84 h. 1/2	80 h.
Eclosion	—	180 h. 1/2	124 h.

6° *Formes anormales.*

Il n'est pas de pontes où l'on n'observe un certain nombre d'œufs se développant d'une façon anormale, mais la proportion entre les embryons normaux et les monstrueux est naturellement très variable. Je crois qu'en moyenne on peut évaluer à un quart le nombre d'individus subissant des malformations diverses ; mais il n'est pas rare, surtout vers la fin de la saison habituelle de la ponte, ou encore dans des conditions de vie défavorables (eau impure et mal renouvelée, accumulation de cadavres, envahissement par les infusoires ou les bactéries), de voir la proportion des monstres s'accroître énormément jusqu'à envahir parfois la totalité de la ponte, qu'elle soit composée d'œufs libres ou agglomérés.

Bien que j'aie éliminé avec soin les cas de développement anormal, n'ayant pas l'intention d'en faire actuellement l'étude, il m'en est passé sous les yeux un si grand nombre, que je crois devoir en dire quelques mots.

Quelques-unes de ces anomalies déforment à peine les larves et ne se traduisent que par un contour un peu irrégulier, comme bosselé par places, ou par quelques cellules entièrement détachées et flottant

librement dans la coque de l'œuf. Souvent ces cellules libres portent de longs cils et semblent des fragments du voile arrachés de leur place et s'agitant activement autour de la larve. D'autres fois, on a affaire à des larves incomplètes, réduites par exemple à leur partie antérieure, le sac viscéral étant très petit ou désagrégé ; ces monstres se signalent par des mouvements désordonnés et d'une rapidité toute particulière. Parfois aussi, la désagrégation va plus loin encore et à peu près toutes les cellules sont disséminées dans la coque en une masse confuse que brassent sans cesse les cellules ciliées. Toutes ces anomalies semblent des dégrés divers de désagrégation des cellules constitutives du corps, et sont nombreuses surtout dans les larves assez agées.

Je n'ai jamais constaté l'existence de monstres doubles bien nets, ce qui peut tenir à ce qu'il ne se rencontre jamais, à ma connaissance, plus d'un embryon par coque. A plus forte raison, n'ai-je jamais vu un embryon, quelque incomplet qu'il soit, servir de nourriture à un autre.

Un autre mode d'anomalie que j'ai constaté encore plus fréquemment, consiste en une sorte d'arrêt dans le développement des cloisons cellulaires, donnant naissance à des cellules plurinucléées. Il peut y avoir dans ce type tous les intermédiaires possibles entre une larve presque normale en apparence, mais présentant quelques cellules renfermant deux noyaux ou davantage, et une volumineuse masse unique, sorte d'œuf insegmenté, contenant un très grand nombre de noyaux, irrégulièrement distribués. Les cellules plurinucléées sont d'ordinaire sensiblement plus grosses que leurs voisines et d'autant plus qu'elles ont un nombre plus considérable de noyaux ; il n'est pas rare de trouver un amas de petits éléments de taille habituelle, constituant à peu près la moitié du volume total d'une larve normale, accolé à une grosse masse insegmentée à noyaux nombreux de volume à peu près égal. Dans le cas d'un œuf sans aucune cloison les noyaux sont d'ordinaire surtout distribués à la périphérie et y forment une zône irrégulière, plus épaisse à un pôle de l'œuf, entourée

de protoplasme finement granuleux et prenant assez fortement l'hématoxyline au fer, tandis que le centre de l'œuf, à peu près dépourvu de noyaux, est riche en granulations vitellines.

Les noyaux, quand il y en a plusieurs dans une cellule, ont souvent une forme irrégulière ; j'en ai quelquefois observé qui présentaient un aspect légèrement framboisé, analogue à celui de noyaux subissant la division directe. Jamais je n'ai remarqué cette appa-

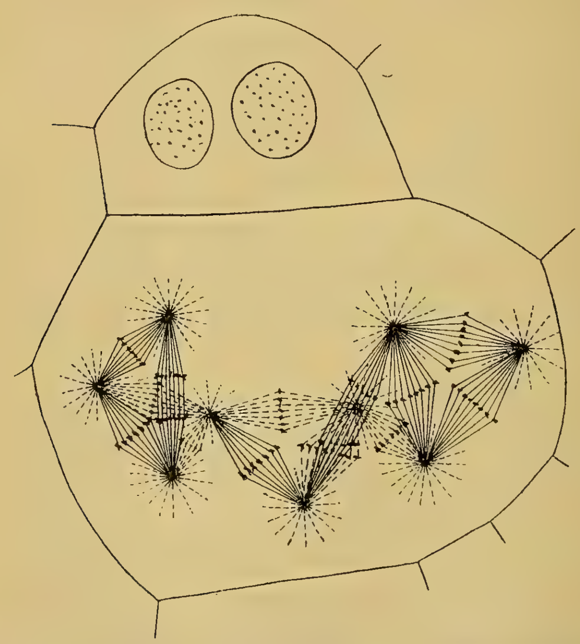


Fig. II. — *Trochus magus.* — Mitose multipolaire et cellule plurinucléée dans un embryon anormal.

rence dans des embryons que je puisse considérer comme normaux. Il est possible que la division directe joue un certain rôle dans la production de ces monstres, mais à coup sûr ce n'est pas là le procédé le plus habituel.

Dans l'immense majorité des cas, en effet, ils semblent dus à des divisions indirectes multipolaires. La figure II, obtenue en superposant les dessins de huit coupes dans une cellule d'embryon anormal,

âgé de quatre heures et demie, montre la présence de neuf sphères attractives dont chacune est commune au moins à deux fuseaux; et j'ai souvent observé des figures encore bien plus compliquées.

L'analogie de ces divisions avec les mitoses multipolaires, obtenues artificiellement par les frères Hertwig (**1887**), au moyen de l'action sur les œufs de substances chimiques diverses, fait supposer que la cause de cette malformation pourrait résider ici aussi — c'est l'opinion de M. Conklin, dans un cas analogue (**1897**, p. 33) — dans des conditions ambiantes défavorables, telles que défaut d'oxygène, excès d'acide carbonique, etc.

7° *Fécondation*

Tout comme chez la Fissurelle (Boutan, **1885**, p. 71) la fécondation est externe, ainsi que je m'en suis assuré pour *Trochus magus*, au moyen d'une expérience fort simple. Une femelle, qui avait commencé à émettre ses œufs dans une cuve où se trouvaient des mâles, a été rapidement passée dans l'eau douce, afin de tuer les spermatozoïdes qu'elle aurait pu entraîner avec elle, et mise dans une cuvette pleine d'eau de mer filtrée. Au bout d'un moment, l'animal, qui s'était fortement contracté dans l'eau douce, s'étala de nouveau et se remit à pondre. Deux heures plus tard, presque tous les œufs pondus dans la première cuvette étaient en pleine segmentation et pas un des œufs déposés dans la seconde ne s'était divisé. Une partie de ces derniers a alors été placée dans de l'eau contenant un peu de sperme ; moins de trois quarts d'heure après, quelques-uns d'entre eux avaient émis leurs globules polaires et s'étaient divisés en deux blastomères; un peu plus tard, près de la moitié d'entre eux entra en segmentation : la fécondation artificielle avait donc réussi. Au contraire, parmi les œufs qui avaient été entièrement soustraits à l'action des spermatozoïdes, quelques-uns finirent, au bout de six à sept heures, par se fragmenter irrégulièrement ; d'autres avaient émis de gros bourgeons, trop volumineux pour être des globules polaires ; pas un ne s'était divisé normalement. J'ai cru voir, chez

quelques-uns de ces œufs, de vrais globules polaires et peut-être étaient-ils plus fréquents que je ne l'ai constaté, car la petitesse et la transparence de ces éléments les fait facilement échapper à l'observation sur le vivant. Il semble toutefois que l'absence de spermatozoïdes avait au moins retardé leur production.

Ainsi la fécondation est externe chez *Tr. magus*, et je crois qu'il en est de même chez les animaux à ponte agglomérée, bien que je n'aie pas fait sur eux d'expérience spéciale ; leurs œufs présentent, en effet, un micropyle, et j'ai très souvent vu de nombreux spermatozoïdes, ayant traversé la glaire, arrêtés par la coque de l'œuf; ils peuvent continuer à vivre ainsi pendant huit à neuf heures.

8° Œufs et globules polaires

Je ne me suis pas occupé du détail des phénomènes nucléaires qui accompagnent la fécondation, la maturation ou la division de l'œuf. Ces sujets très spéciaux demanderaient une étude particulière, un peu en dehors du cadre de mes recherches.

L'œuf de toutes les espèces étudiées est d'ordinaire parfaitement sphérique, mais j'ai souvent remarqué qu'il était moins régulier au moment même de la ponte, comme s'il était comprimé entre ses voisins dans l'ovaire, et ne pouvait régulariser sa surface qu'après sa sortie dans l'eau ambiante.

Il a une couleur jaune ambrée et présente un grand nombre de granulations vitellines atteignant près de dix μ de diamètre. Aussitôt après la ponte, une différenciation polaire s'y manifeste nettement, c'est-à-dire qu'en un point de l'œuf se voit une aire plus claire dont les balles vitellines semblent s'éloigner pour s'accumuler dans l'hémisphère opposé. Il se forme ainsi une zone protoplasmique à un pôle et une zone deutoplasmique plus étendue au pôle opposé, mais il n'existe pas de limite nette entre ces deux parties, qui passent presque insensiblement de l'une à l'autre.

L'apparition des globules polaires se produit en quelques minutes au centre de l'aire protoplasmique, au bout d'un temps qui varie

entre 3 et 25 minutes après la ponte. Ils sont ovalaires ou piriformes et fréquemment, mais pas toujours, au nombre de trois, le premier se divisant pendant l'émission du second en deux parties très inégales dont la plus petite est distale (fig. 14, p. XIII).

J'ai déjà dit que l'absence d'éléments mâles m'avait paru retarder beaucoup leur formation ; il est probable qu'en temps ordinaire, ils sont émis seulement après la pénétration du spermatozoïde dans l'œuf.

Dans quelques cas, j'ai remarqué que la production des globules polaires avait lieu au pôle de l'œuf exactement opposé au micropyle, comme M. LILLIE l'a décrit chez *Unio* (**1895**, p. 10). C'est ce que j'ai représenté dans ma figure 14, planche XIII). Mais il est si rare de rencontrer des conditions favorables à cette observation, et l'œuf subit si facilement des déplacements dans sa coque, que je ne puis affirmer la généralité du fait, ni conclure avec M. LILLIE que la polarité de l'œuf est prédéterminée dans l'ovaire.

J'ai retrouvé les globules polaires dans tout le cours de la segmentation, mais ne les ai pas figurés pour plus de clarté. Je les ai encore observés parfois, fixés au centre du champ du voile, ou flottant librement dans la coque de l'œuf chez des trochophores très avancées et présentant déjà d'actifs mouvements ciliaires, et jamais je n'ai constaté le fait surprenant de leur englobement dans des cellules du blastoderme, comme l'ont decrit MM. MEAD (**1897** p. 266) chez *Lepidonotus*, TREADWELL (**1901** p. 408) chez *Podarke* et CHILD (**1900** p. 618) chez *Arenicola*.

Deuxième Partie

LA SEGMENTATION

Stade 2[1].

En moyenne trois quarts d'heure après la ponte, c'est-à-dire environ une demi-heure après l'expulsion du deuxième globule polaire,

[1] Pour abréger j'appelle : stade 2, stade 4, etc., les stades à deux, à quatre cellules

on voit au-dessous de celui-ci se produire une dépression de la surface de l'œuf, au centre de l'aire protoplasmique. Cette dépression prend la forme d'un sillon qui, en cinq à dix minutes, s'étend tout autour de l'œuf, d'un pôle à l'autre, et le divise en deux moitiés rigoureusement égales. Au moment où elles viennent de se former, ces deux cellules sont très nettement distinctes l'une de l'autre et séparées par un profond sillon ; mais quelque temps après, au moment où la seconde division va se produire, les deux blastomères s'appliquent étroitement l'un contre l'autre, le sillon se réduit et finit par disparaître presque entièrement ; la séparation s'accentue de nouveau dès l'achèvement du stade 4. Cet isolement et ce rapprochement successifs des blastomères se reproduisent pour chacune des divisions suivantes, et le fait a été noté par tous les observateurs depuis Warneck en **1850**.

J'ai parfois observé sur les coupes une sorte de décollement des parois en contact des deux premières cellules, formant comme une cavité de segmentation lenticulaire très étroite, mais cette formation ne m'a pas paru avoir une existence générale.

Je n'ai pu constater de mouvement de rotation du premier sillon par rapport à l'axe de l'œuf, mouvement déja figuré par Warneck en **1850** chez *Limax* et revu par Fol (**1875** p. 111) chez les Ptéropodes, puis par M. Conklin (**1897** p. 41-42) chez *Crepidula*. Je ne puis donc affirmer avec ce dernier auteur que le premier clivage est dexiotropique et qu'il appartient déjà à la série de divisions spirales alternativement droites et gauches qui vont suivre.

Par contre je puis assurer que le premier sillon est oblique par rapport au plan sagittal du futur embryon : la suite montrera qu'il est orienté de droite à gauche et d'avant en arrière, de sorte qu'une des cellules, — qu'il est encore impossible de préciser puisqu'elles sont égales, — est antérieure et gauche, l'autre postérieure et droite. Cette question de l'orientation du premier sillon, qui est variable suivant les types, sera traitée plus tard.

Je me bornerai à rappeler ici que l'égalité des deux premières cel-

lules est loin d'être un fait général dans le groupe des Mollusques et des Vers. On trouve ces deux cellules égales ou presque égales chez *Neritina* (BLOCHMANN, **1882**), *Fissurella* (BOUTAN, **1885**), *Paludina* (TÖNNIGES **1896**), *Fusus* (BOBRETZKY, **1877**), *Chiton* (METCALF, **1893**), *Ischnochiton* (HEATH, **1899**), *Tethys* (VIGUIER, **1898**), les Ptéropodes Gymnosomes (FOL, **1875**), *Limax* (KOFOID, **1895**, MEISENHEIMER, **1896**), *Planorbis* (RABL, **1879**, HOLMES **1900**), *Limnæus* (LEREBOULLET, **1862**) *Siphonaria* (FUJITA, **1895**). Elles sont inégales chez *Patella* (PATTEN, **1886**), *Nassa* (BOBRETZKY, **1877**), *Ilyanassa* (CRAMPTON, **1896**), *Urosalpinx* (BROOKS, **1878**, CONKLIN, **1891**), la plupart des Opisthobranches : *Umbrella* (HEYMONS, **1893**), *Aplysia* (BLOCHMANN, **1883**, CARAZZI, **1900**-*a*), *Philine* (GUIART, **1901**), *Acera* (LANGERHANS, **1873**), les Ptéropodes Thécosomes (FOL, **1875**); inégales encore chez *Dondersia* (PRUVOT, **1890**), la plupart des Lamellibranches sinon tous : *Teredo* (HATSCHEK, **1880**), *Ostrea* (HORST, **1882**), *Cyclas* (STAUFFACHER, **1893**), *Unio* (RABL, **1876**, LILLIE, **1895**), *Cardium* et *Modolaria* (LOVÉN, **1848**), *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**). Parmi les Vers, elles sont égales chez *Lepidonotus* (MEAD, **1897**), *Podarke* (TREADWELL, **1901**), inégales chez *Nereis* (WILSON, **1892**), *Amphitrite*, *Clymenella*, *Scolecolepis*, *Chætopterus* (MEAD, **1897**), *Arenicola* et *Sternaspis* (CHILD, **1900**), *Discocœlis* (LANG, **1884**). Voyez les tableaux de segmentation, pl. XIX à XLII.

Il semble assez probable, comme on l'a dit souvent, que la plus grande taille d'un blastomètre est liée à l'importance et au développement précoce des parties du corps qui doivent en naître; il y aurait là une sorte de reflet des stades postérieurs du développement sur les premiers phénomènes, ce que M. RAY-LANKESTER (**1877**) appelle *precocious segregation*. Il faut avouer pourtant qu'on est parfois assez embarrassé pour assigner une cause à de pareilles différences. Très souvent par exemple la cellule la plus volumineuse est la postérieure ; on est alors tenté d'attribuer l'accumulation de matériaux nutritifs dans cet élément à ce fait qu'il doit donner naissance au mé-

soderme. Mais M. Blochmann (**1883**, p. 395) a montré que chez l'Aplysie la grande cellule était au contraire antérieure, et M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 83) a confirmé le fait. Même chose a été vue par Fol (**1875**, p. 112, 114) chez les Ptéropodes Thécosomes et par M. Guiart (**1901**, p. 164), chez *Philine*. Le mésoderme a cependant la même origine chez tous ces animaux. Faut-il croire avec M. Lillie (**1895** p. 38) que la taille de la cellule postérieure est en rapport avec l'importance de la glande coquillière qui en naîtra plus tard? Alors pourquoi les Ptéropodes Thécosomes, qui possèdent une coquille développée, ont-ils leur cellule postérieure plus petite que l'antérieure, tandis que toutes deux sont égales chez les Ptéropodes dépourvus de coquille à l'état adulte? Une étude très détaillée du développement de ces animaux pourrait seule donner la réponse à ces questions.

Stade 4.

A. Description.

Une heure et demie environ après la ponte, le sillon de séparation des deux premiers blastomères qui était à peu près rectiligne, devient légèrement flexueux; il change lentement d'aspect d'une façon assez indécise et prend enfin, si on le regarde du pôle animal, la forme d'une ligne brisée en bayonnette. Des deux angles que forme cette ligne partent deux sillons qui s'étendent vers le pôle végétatif, divisant les deux blastomères primitifs en quatre cellules presque rigoureusement égales.

Deux de ces cellules, que je note *B* et *D*, sont coupées en deux parties égales par le plan sagittal du futur animal, elles paraissent situées, quand on regarde l'embryon de profil le pôle animal en haut, à un niveau un peu inférieur à celui des cellules latérales *A* et *C*. Cela est dû à ce que les deux fuseaux qui ont donné naissance à ces quatre éléments n'étaient pas parallèles entre eux, mais au contraire nettement lœotropiques. Au moment de leur apparition cependant ils sont bien près d'être contenus dans un même plan; mais à mesure qu'ils pro-

gressent dans leur développement, ils font entre eux un angle plus accentué, de façon qu'au moment de l'anaphase le pôle gauche est sensiblement plus élevé que le droit. Il en résulte que les noyaux des cellules *A* et *C* sont situés plus haut que ceux des cellules *B* et *D*, et les cellules elles-mêmes suivent ce mouvement. Remarquons que les deux fuseaux sont dès l'abord situés dans deux plans rigoureusement perpendiculaires au fuseau précédent et que le léger mouvement qu'ils subissent pendant leur développement a lieu exactement dans ces plans. J'ai très souvent constaté dans les stades suivants que, tout comme ici, les fuseaux étaient d'abord moins nettement orientés en sens dexiotropique ou læotropique que lors de leur parfait développement. C'est absolument ce que dit M. Conklin (**1897**, p. 59) : le caractère spiral du clivage est bien plus prononcé après la division nucléaire que pendant cette division.

Au moment où elles viennent de se séparer, les quatre cellules sont encore globuleuses et il n'est pas rare d'observer, au centre de leur ensemble, une cavité tubulaire autour de laquelle elles sont disposées. Cette cavité de segmentation est toujours aplatie dans le sens antéro-postérieur, les cellules *B* et *D* étant plus voisines l'une de l'autre que *A* et *C*. Mais cet espace, quand il existe, est toujours transitoire. Dans le cas habituel, les cellules *B* et *D* se touchent dans toute leur hauteur, d'un pôle à l'autre, *A* et *C* n'étant en contact entre elles nulle part. Le plan suivant lequel *B* et *D* se touchent se traduit aux deux pôles de l'embryon par une ligne qui est ici transversale au plan sagittal futur. C'est le « sillon transversal » (*Querfurche*) de M. Rabl (**1879**), le « sillon polaire » (*Polarfurche*) de M. O. Hertwig (**1880**), ou encore la « ligne de rupture » (*Brechungslinie*) de M. Rauber (**1882**). J'adopterai avec M. Conklin (**1897**) le nom de « sillon polaire » (*polar furrow*), qui a l'avantage de ne pas préjuger son orientation, et je considérerai qu'il y en a deux, un au pôle végétatif et un au pôle animal.

Chez l'animal dont je m'occupe, ces deux sillons sont normalement parallèles (fig. 15 et 16, pl. XIII) le supérieur (au pôle animal) étant

plus court que l'inférieur ; le plan de contact des cellules *B* et *D* a donc la forme d'un trapèze à petite base supérieure. C'est là le cas habituel, mais on peut rencontrer toutes les dispositions intermédiaires possibles entre un type à deux sillons polaires égaux, dans lequel le plan de contact est un rectangle (Diagramme III, nos 1 et 2), et un type où le sillon supérieur est réduit presque à un point et où le plan de contact est un triangle curviligne isocèle à pointe tronquée (Diagramme III, nos 3 et 4). Enfin on observe souvent des exemples dans lesquels les deux sillons polaires sont perpendiculaires l'un à l'autre ; alors *B* et *D* se touchent au pôle végétatif seulement, *A* et *C* seulement au pôle animal : les quatre cellules sont disposées en tétraèdre, et la surface de contact de ces éléments a la forme de deux triangles isocèles légèrement curvilignes, situés dans des plans perpendiculaires, et à sommets opposés. (Diagramme III, nos 5 à 7.) Cette disposition, qui se rencontre parfois dès le début du stade 4, s'observe habituellement au moment où les quatre cellules se prolongent à leur partie supérieure pour donner naissance aux premiers micromères (fig. 17, 18.

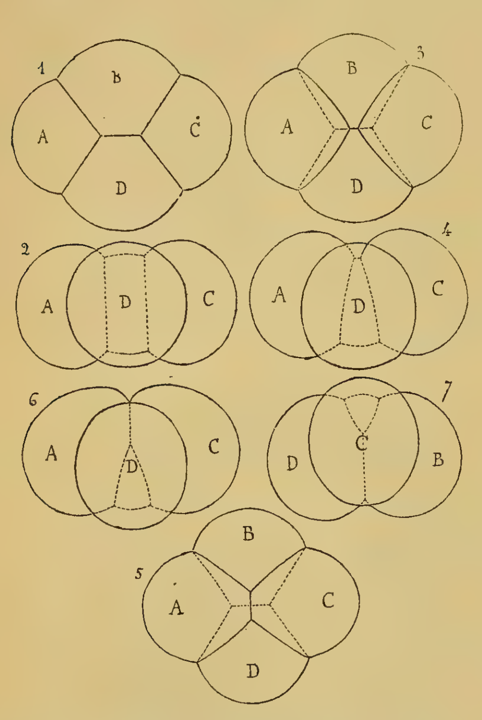


Fig. III. — Rapports des blastomères au stade 4. — 1. Type à sillons polaires parallèles et égaux vu par le pôle apical. — 2. Le même, vu par le côté postérieur. — 3. Type à sillons parallèles et inégaux, pôle apical. — 4. Le même, côté postérieur. — 5. Type à sillons croisés, pôle apical. — 6. Le même, côté postérieur. — 7. Le même, côté droit.

pl. XIII). Je n'ai pas observé que les embryons présentant l'une de ces dispositions particulières aient plus de tendance que les autres à se développer irrégulièrement. La disposition relative des blastomères n'est donc pas absolument fixe ; elle est pourtant assujettie à une règle à laquelle je n'ai pas trouvé d'exception : les cellules sont toujours en contact trois à trois, et jamais on n'observe les quatre éléments se touchant suivant une même arête.

Les plans de séparation de trois cellules voisines font entre eux des angles légèrement variables, mais toujours très voisins de 120°. Ce ne sont que rarement des plans géométriques, mais le plus souvent des surfaces courbes, surtout lorsque le sillon supérieur est court. Dans ce cas, la convexité des courbes est toujours tournée vers les cellules *B* et *D*.

B. Comparaisons

L'inclinaison des fuseaux qui produisent ce stade 4 est partout læotropique, à la seule exception de quelques Mollusques dont toute la segmentation est renversée et sur lesquels j'aurai à revenir, et aussi de *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, p. 5), où les deux premières divisions sont renversées. Nous verrons quelques exemples de pareilles inversions isolés dans des stades plus avancés. Peut-être le sens des divisions a-t-il moins d'importance chez les Lamellibranches où l'asymétrie, loin de s'accentuer par la suite, tend au contraire à s'atténuer de plus en plus ?

L'existence, au stade 4, de sillons polaires parallèles ou croisés est, je crois, générale chez les Mollusques et les Annelides, que les cellules soient égales ou non. Il ne s'agit ici, bien entendu, que des œufs à segmentation totale, les œufs méroblastiques obéissant nécessairement à des lois différentes.

Il ne me semble pas utile de m'arrêter longtemps sur les dimensions relatives des éléments à ce stade : les types signalés plus haut comme ayant les deux premières cellules inégales ont nécessai-

rement aussi des blastomères inégaux au stade 4. Le plus souvent dans ce cas, c'est la cellule postérieure *D* qui est la plus volumineuse, et M. Rabl (**1879**, p. 582-583) avait même pensé que la règle était absolue. M. Wilson (**1892**, p. 454) admettait aussi que, toujours, le blastomère le plus gros était postérieur, et il croyait que cette prédominence était en relation avec la naissance du mésoblaste. Mais déjà H. Fol (**1875**, p. 114) avait montré que la cellule postérieure était la plus petite chez les Ptéropodes Thécosomes. M. Blochmann (**1883**, p. 395 et 398, note), avait observé la même chose chez l'Aplysie, ce que M. Carazzi (**1900**, *a* et *b*) a confirmé. On retombe donc ici sur la même difficulté qu'au stade précédent, et il faut encore admettre l'intervention de facteurs héréditaires.

Parmi les Mollusques, les sillons polaires sont parallèles chez *Neritina* (Blochmann, **1882**, p. 154, fig. 41, pl. VII), *Paludina* (Tönniges, **1896**, p. 549), *Bythinia* (Sarasin, **1883**, fig 6, pl. I), *Ilyanassa* (Crampton, **1896**, fig. 8 pl. I), *Umbrella* (Hæymons, **1893**, fig. 3, pl. XIV), *Philine* (Guiart, **1901**, p. 161), *Aplysia* (Blochmann, **1883**, fig. 3, pl. XX ; Carazzi, **1900**-*a*, p. 83), *Cavolinia* (Fol, **1875**, fig. 7, pl. I.), *Planorbis marginatus* (Rabl, **1879**, fig. 8 B, pl. XXXII), *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, p. 8). Chez *Tethys* (Viguier **1898**, p. 43), ils sont d'ordinaire parallèles, mais parfois perpendiculaires. Chez *Crepidula convexa* (Conklin, **1897**, p. 51-52), les sillons sont parallèles et égaux ; le supérieur est plus court chez *C. fornicata*, presque nul chez *C. plana*.

Ils sont croisés chez *Fusus* et *Nassa* (Bobretzky **1877**), *Ischnochiton* (Heath **1899**, p. 579), *Limax* (Kofoid **1895**, fig. 17, pl. II, Meisenheimer **1896**), *Planorbis trivolvis* (Holmes **1900** p. 377), *Physa* (Crampton **1894**, fig. 2, pl. V), *Unio* (Lillie **1895**, p. 12 et fig. 1, p. 11).

Les sillons polaires se rencontrent aussi chez les Annelides : *Nereis* (Wilson **1892** p. 386 ; perpendiculaires), *Amphitrite* (Mead **1897**, p. 232 ; parallèles), *Clymenella* (Mead **1897**, fig. 66 pl. XV ; parallèles), *Lepidonotus* (Mead **1897**, p. 266 ; croisés et égaux), *Podarke*

(Treadwell **1901**, fig. 3, pl. XXXVI ; croisés), *Arenicola* (Child **1900**, p. 603 ; parallèles), *Polygordius* (Fraipont **1887**, fig. 8 pl. X).

On les rencontre encore dans d'autres groupes ; *Leptoplana* (Hallez **1879**, fig. 18, pl. IX), *Discocœlis* (Lang **1884**, fig. 23, p. 330 ; croisés), les Chœtognathes (Hertwig **1880** ; croisés), *Ascaris* (Zoja **1896** fig. 3, pl. XIV ; zur Strassen **1896**, fig. 2, pl. V ; parallèles), *Gordius* (Villot **1874** fig. 36, pl. VII ; parallèles), *Myzostoma* (Wheeler **1897**, fig. 49, pl. III ; parallèles), *Phoronis* (Foettinger **1882**, fig. 7, pl. XXXI ; parallèles). Même dans des embranchements plus éloignés, où la segmentation est d'ordinaire méroblastique, on rencontre parfois les sillons polaires dans de rares cas où la segmentation est totale : *Strongylosoma* (Metschnikoff **1874**-*b*, fig. 2, pl. XXIV). Chez *Chelifer* (Metschnikoff **1871**, fig. 4, pl. XXXVIII) il semble qu'il y ait un sillon polaire très court, mais peu net, il faut l'avouer. Parmi les Crustacés, *Branchipus* (Spangenberg **1875**, p. 49 et fig. 19, pl. III) montre des sillons perpendiculaires, *Orchestia* (Ulianin **1881**, fig. 2, pl. XXIV, et della Valle **1893**, fig. 2, pl. XLIX), *Virbius* (Gorham **1895**, fig. IX-*a* et X-*b*, pl. XXXVII) des sillons parallèles ou croisés.

Amphioxus (Wilson **1893**, p. 581) offre des dispositions variées; il y a d'ordinaire des sillons polaires parallèles, plus rarement croisés, mais parfois aussi, la division est bilatérale dès le début, ce qui semble être la règle chez les Ascidies. Il est intéressant de remarquer que si l'on isole deux blastomères du stade 4, on voit le plus souvent se former des sillons polaires lors de leur première division (ibid. fig. 85, pl XXXV), et même chose peut avoir lieu lors de la division en quatre d'un macromère isolé du stade 8 (ibid. fig. 126, pl. XXXVII) ou encore d'un micromère du même stade (fig. 121, pl. XXXVII). Chez les Ascidies, où ces sillons manquent d'ordinaire, M. Driesch (**1895**-*a* p. 400) les a vus apparaître dans la grande majorité des cas lors de la division d'un blastomère du stade 2 dont le voisin a été tué, ou encore dans la division d'une cellule isolée du stade 4 (p. 401 et fig. 9 et 10, pl. XVII). Chabry en avait vu se

former de même par le réaccolement de cellules séparées d'animaux du même groupe (**1887** p. 199.)

Parmi les Vertébrés, les sillons polaires existent d'ordinaire chez *Petromyzon* (Rauber **1882**, fig. 61 et 62, pl. XIV, Eycleshymer **1895**, p. 355 et fig. 2, pl. XIX) ; ils peuvent exister ou manquer chez *Coregonus* (Eycleshymer **1895**, p. 357 et fig. 22-23, pl. XIX).

Dans l'extrême variabilité du développement des Amphibiens, les sillons polaires existent assez souvent ; *Diemyctylus* (Jordan **1893**, fig. 25, pl. XVI ; Jordan et Eycleshymer **1894**, fig. 17 et 22, pl. XXVI), *Rana* (Jordan et Eycleshymer **1894**, fig. 6, pl. XXVI) en offrent des exemples. Il est remarquable que chez ce dernier animal, M. Roux (**1897** p. 46) ait fait apparaître les sillons polaires quand ils n'existaient pas en piquant une des cellules du stade 4 et en déterminant la formation d'un extraovat. Chez l'Amblystome (Eycleshymer **1895**, p. 350) les sillons peuvent aussi exister.

Enfin pour les Mammifères, M. Bischoff en a signalé la présence chez le Chien et M. Sobotta chez la Souris (Roux **1896**, p. 447). La figure 4, planche XXIII de MM. van Beneden et Julin (**1880**) en montre un exemple chez *Rhinolophus*.

Parmi les animaux moins élevés, on les observe parfois chez les Echinodermes. Par exemple chez *Asterina* (Ludwig **1882**, p. 6-8, fig. 5 et 6, pl. I), les sillons sont croisés ; bien que ce stade ait ici une apparence toute semblable à celle des exemples précédents, la filiation des cellules qui le composent est toute différente : ce sont les blastomères en contact suivant le sillon polaire, qui dérivent d'une même cellule mère.

Chez les Cœlentérés, Mrs. Bunting (**1894**, p. 217, fig. 26, pl. X) signale des sillons croisés chez *Podocoryne* ; M. Metschnikoff (**1874**-*a*, fig. 2, pl. III) chez *Polyxenia* et (fig. 17, pl. IV) chez *Æginopsis* en a figuré également.

Même chose chez les Eponges : *Spongilla* (Maas **1890**, fig. 3, pl. XXII), *Tedanione* (Wilson **1894**, fig. 107, pl. XXIII), *Chalinea*

Keller **1880**, fig. 12, pl. XVIII) et chez les Mésozoaires : *Conocyema* (v. Beneden **1882**, fig. 3 et 4, pl. VIII).

Enfin, il n'est pas jusqu'au Protistes où on ne puisse sigaler quelques exemples de ce groupement de quatre cellules : *Heteromita* Saville-Kent, **1880-81**, fig. 16, pl. XV), *Spiromonas* (ibid, fig. 59), pl. XV, *Megasphæra* (ibid. fig. 17. pl. I).

Comme on le voit, il n'est guère de groupe du règne animal où on ne puisse rencontrer le stade à quatre cellules avec sillons polaires parallèles ou croisés.

C. Explication

Quelle peut être la cause de cette disposition si répandue ? Une première tentative d'explication a été proposée par M. Blochmann (**1882**, p. 154). Elle serait due, pour lui, à ce que les deux blastomères du stade 2 ne se divisent pas rigoureusement en même temps. Alors une des extrémités du fuseau de la cellule encore indivise prendrait en quelque sorte un point d'appui sur l'un des deux dérivés de l'autre blastomère (diagramme p. 154 de l'auteur) et repousserait ainsi son autre extrémité dans la direction opposée. Mais outre que l'on ne voit pas pourquoi le fuseau prendrait un point d'appui sur une cellule plutôt que sur l'autre, puisqu'il est dans un plan parallèle au fuseau qui les a produites, il faut remarquer que, dans un très grand nombre de cas, il existe des sillons polaires même quand les deux premiers blastomères se divisent rigoureusement en même temps : c'est ce que nous venons de voir pour le Troque.

M. Rauber (**1882**, p. 262) admet une tendance des sillons à éviter le pôle de l'œuf : il appelle cette tendance “fuite du pôle” (*Polflucht*). Mais un nom n'est pas une explication, et puis il faut admettre que cette action n'intervient qu'après le stade 2, car lorsque les deux premiers blastomères sont égaux, le premier sillon de segmentation passe exactement par les deux pôles de l'œuf.

Dans le cas particulier de l'Arénicole, où il y a trois petites cellules et une grosse avec sillons parallèles, M. Child (**1900**, p. 603) pense

que les sillons polaires sont produits par la division inégale de la cellule *CD* ; le sillon qui la coupe se trouve repoussé si loin sur le côté qu'il ne peut plus rejoindre en aucun point le sillon correspondant de *AB*. Mais les sillons polaires existent aussi bien dans les cas où les quatre cellules sont égales.

M. Wilson (**1892**, p. 451) croit que cette disposition est une conséquence du clivage spiral. En effet, remarque M. Conklin (**1897**, p. 50-52), qui adopte cette explication, la position des sillons polaires est dans une relation constante avec le sens de la division spiralée. Pour plus de simplicité, prenons le cas de deux sillons polaires parallèles et regardons l'embryon du côté du pôle animal : lorsque le second clivage est læotropique, — et c'est le cas habituel, — si l'on met dans la ligne de vision le premier sillon de segmentation, le sillon polaire paraît dévier de cette direction vers la droite. Lorsque les sillons sont perpendiculaires, cela reste vrai pour celui du pôle végétatif, pourvu qu'on le considère par le pôle animal. Au contraire dans le cas où la deuxième division est dexiotropique — c'est ce qui arrive chez la Physe, le Planorbe, etc. — la disposition est précisément inverse : le sillon polaire paraît obliquer vers la gauche (diagramme *b*, p. 51, de M. Conklin). Il y a donc un rapport constant entre le sens de la division et la disposition du sillon polaire inférieur et il semble que la direction des fuseaux soit la cause de cette disposition.

Or déjà M. Kofoid (**1895**, p. 51), admettait que les différentes orientations des sillons polaires dépendaient de la quantité de vitellus contenu dans l'œuf. M. Conklin (**1897**, p. 51-52) reprend à son tour la même idée ; quand la quantité de matériaux nutritifs est considérable, comme chez *Crepidula convexa*, dit-il, les sillons polaires sont égaux ou presque égaux. *Crepidula fornicata*, qui contient moins de vitellus, présente un sillon polaire supérieur sensiblement plus court que l'inférieur; *Crepidula plana*, encore moins riche en deutolécithe, a un sillon supérieur presque réduit à un point; enfin chez *Discocœlis* par exemple, les sillons en arrivent

à se croiser. Dans le cas où il y a peu de vitellus, la différenciation polaire de l'œuf est faible ; elle est plus accentuée dans les œufs riches en deutolécithe, et il y a alors une différence plus grande entre les deux pôles de l'œuf. Dans le cas d'une forte différenciation polaire, on conçoit, d'après les lois de Hertwig, que les fuseaux soient obligés d'être parallèles entre eux, puisqu'ils doivent se placer suivant le plus grand axe passant par le centre de gravité de la masse de protoplasma actif (Henneguy, **1896**, p. 440). Les cellules du stade 4 doivent alors être situées exactement au même niveau, et les sillons polaires sont égaux et parallèles. Si la différenciation polaire est moins accentuée, peut-être les fuseaux ont-ils une plus grande liberté pour se placer plus ou moins obliquement au plan de symétrie de chaque cellule. On croirait que les fuseaux ont une tendance à se rapprocher de la position verticale et que le vitellus les empêche d'atteindre cette situation d'autant plus qu'il est plus abondant et plus nettement séparé du protoplasma formatif. L'obliquité plus ou moins grande des fuseaux suffit à expliquer les variétés de situation des sillons polaires entre cellules égales et une imperceptible variation de cette obliquité peut amener la formation de l'une ou l'autre de ces dispositions. Il faudrait avoir recours à des distributions plus compliquées du vitellus pour rendre compte des divisions inégales. Il faut reconnaître cependant que dans la suite du développement on constate souvent des différences dans la position des fuseaux entre cellules où il est impossible d'apercevoir la moindre différence dans la richesse ou la distribution des matières nutritives, de sorte que ces hypothèses sont souvent invérifiables.

Quoi qu'il en soit, une chose semble certaine, c'est que la position des fuseaux joue le plus grand rôle dans la production des sillons polaires, mais cette action n'est pas la seule. Ainsi chez *Ascaris megalocephala*, d'après M. Zoja (**1896**, p. 227), lors du passage du stade 2 au stade 4, les fuseaux sont d'abord perpendiculaires l'un à l'autre de façon à disposer les quatre cellules en forme de T (voyez

la fig. 3, pl. XIII de l'auteur), et ce n'est qu'après leur formation que les quatre blastomères se rapprochent pour prendre la position typique. Nous avons remarqué que chez *Asterina* la disposition des cellules était la même que chez les Mollusques par exemple et que pourtant leur origine etait toute différente. Dans le cas de *Virbius zostericola*, étudié par M. Gorham (**1895**, p. 742), les fuseaux peuvent indifféremment être parallèles ou perpendiculaires, et pourtant les sillons polaires apparaissent dans l'un et l'autre cas. Et dans l'expérience de M. Roux (**1897**, p. 46), où la diminution artificielle de volume d'un blastomère fait apparaître ces sillons, il est clair que les fuseaux n'interviennent en rien. Pourquoi les quatre cellules isolées que M. Roux (**1896**, p. 394) rapproche les unes des autres s'attirent-elles et se diposent-elles le plus souvent selon la figure habituelle à sillons polaire? Ici encore, aucun fuseau n'intervient. M. Roux (Ibid., p. 386) suppose pour expliquer ce phénomène l'existence d'un tactisme particulier qu'il appelle *Cytarme*; mais peut-être d'autres forces purement physiques peuvent-elles agir également, et il semble qu'il y ait avantage à expliquer le plus grand nombre possible de faits par des actions purement mécaniques.

Précisément le fait que cette figure à quatre cellules se rencontre dans les groupes les plus divers tend à faire penser « qu'elle n'est pas due à l'activité vitale spécifique des organismes mais bien à des facteurs anorganiques généraux » (Dreyer, **1892**, p. 344). Or il est un ordre de facteurs dont l'idée s'impose aussitôt : les actions capillaires.

Depuis le jour où Plateau dans une série de travaux celèbres (notamment **1861**, p. 217, et **1873**), a établi les grandes lois des surfaces capillaires, bien des auteurs on dû songer à expliquer par ces lois les figures de la segmentation.

M. Berthold (**1886**, p. 219-220) faisait intervenir la tension superficielle dans la disposition des parois des cellules végétales : le principe fondamental de la position des cloisons dans une architecture cellulaire, disait-il, est celui de la surface minima. On sait que c'est précisément en cela que se résument les observations de Plateau

et on connaît ses lois fort simples : jamais plus de trois parois à une même arête, jamais plus de quatre arêtes à un même point.

M. Errera, de son côté (**1886** p. 823-824), compare aussi le tissu cellulaire à un ensemble de bulles obéissant à la tension superficielle, et prévoit « que l'on pourra, dans bien des cas, reproduire les formes des cellules au moyen de lames d'eau de savon. »

D'autre part L. Chabry (**1887**, p. 245) rapproche le déplacement que subissent les cellules dans des embryons anormaux, des mouvements des bulles d'air qui nagent à la surface d'une eau savonneuse. Plus loin (p. 265), il fait remarquer que, lorsque deux cellules inégales sont en contact, la cloison qui les sépare est convexe vers la plus grosse sphère, et il en est de même, dit-il, dans les bulles de savon, les gouttelettes d'huile en suspension dans un liquide, etc. L'attraction des cellules entre elles, ajoute-t-il (p. 266), est un fait d'ordre purement physique.

M. Driesch surtout semble passionné pour cette idée de faire jouer un grand rôle aux actions capillaires. Dès **1891**, il montre que le principe de la surface minima intervient nettement dans l'ontogénie. Le stade à quatre cellules avec sillons polaires lui semble si bien répondre aux lois de Plateau, qu'il va, en **1892** (p. 166), jusqu'à mettre en doute l'existence d'autres dispositions : pour lui, les figures où on a représenté quatre cellules, groupées autour d'une arête commune, sont le résultat d'une interprétation schématique : « Das so oft schematisch gezeichnete Vierzellenstadium mit zwei sich in zwei Punkten schneidenden Medianen kann man wohl getrost aus der Reihe des Existirenden streichen.» En **1895**-*b* (p. 418), il révoque encore en doute les observations de M. Wilson d'après lequel, chez *Amphioxus*, les sillons polaires manqueraient parfois.

Sans doute, il semble que bien souvent on ait prêté peu d'attention à ces formations ; la plupart du temps, dans les travaux anciens, s'ils figurent sur les planches, il n'en est pas question dans le texte des mémoires, et il est bien probable que, parfois, lorsque ces sillons

étaient très courts, ils ont passé tout à fait inaperçus et n'ont même pas été figurés. Néanmoins, affirmer leur présence constante est une exagération que M. Roux (**1896**, p. 436) a relevée avec justice, et il paraît certain que parfois les quatre plans de séparation des éléments du stade 4 se coupent réellement suivant une même arête. Mais ce n'est pas une raison pour ne pas chercher l'explication de la présence si habituelle des sillons polaires.

Leur interprétation par les lois de la capillarité semble avoir, en général, peu séduit les embryogénistes. Quelques-uns, pourtant, citent les bulles de savon ou la tension superficielle; tel M. Conklin (**1897**, p. 47, 175, 187, 202, 204). M. Wilson dit aussi (**1892**, p. 450) que les cellules en masse prennent la position de plus grande économie d'espace, comme les bulles de savon. Pour M. Viguier (**1898**, p. 48) les nécessités d'équilibre interviennent sans cesse dans la disposition des cellules, mais il n'en fait mention qu'à partir du stade 8 (p. 44-45). M. zur Strassen (**1896**, p. 38), tout en admettant l'action de la tension superficielle pour le stade 8 et les suivants, nie formellement son intervention pour le stade 4.

Il est étrange que M. Dreyer (**1892**), qui a étudié avec le plus grand soin l'action des lois de Plateau dans la constitution des êtres vivants, n'ait pas fait d'observations destinées à vérifier leur importance dans la segmentation des animaux. Il se borne à décrire et à figurer la formation de tétrades de grains de pollen (p. 355 et fig. 164, pl. XXIV), qui présentent un aspect tout semblable à notre stade 4 avec sillons polaires; puis il suppose (p. 356) que les mêmes lois doivent apparaître dans l'ontogénie des animaux: « So erscheint les uns z. B. als eine lohnende Aufgabe, den Einfluss der Blasenspannung auf die Gruppierung der Furchungszellen im Beginne der embryonalen Entwickelung bei verschiedenen Tiergruppen zu studieren. »

Il est plus surprenant encore que l'on ne semble pas avoir fait d'expériences avec des bulles de savon pour essayer de reproduire artificiellement certains stades de la segmentation. Tout au moins

n'en ai-je pas trouvé de description dans mes recherches bibliographiques.

M. Roux cependant semble, par places, parler d'expériences de cet ordre, comme s'il en avait réellement exécuté. Il remarque, par exemple (**1896**, p. 395), que la disposition des quatre cellules autour d'une arête commune ne peut se produire avec des bulles de savon que d'une manière transitoire. Plus loin (p. 434), il paraît s'étonner que M. Driesch, qui a songé aussi à cette assimilation, n'ait pas tenté d'en faire la démonstration expérimentale. A la page 438, il revient encore sur les bulles de savon : « Die Æhnlichkeit mannigfacher Anordnungen und Gestaltungen von Zellen mit der Anordnung und Gestaltung von Seifenblasen habe ich seit Langem beachtet, » dit-il. Il en reparle encore plus tard (**1897**, p. 12, note).

Mais quand, en **1897**, il songe à faire des expériences, c'est à un tout autre procédé qu'il s'adresse : il emploie une goutte d'huile dans un mélange d'alcool et d'eau. En divisant cette goutte au moyen d'une baguette de verre, il obtient des figures très intéressantes; mais si les gouttes d'huile imitent mieux que les bulles de savon les conditions des sphères de segmentation en ce sens que leurs parois ne se fusionnent pas complètement, comme le font les fines membranes des bulles, d'autre part M. Roux ne peut obtenir ses figures qu'en opérant dans un verre étroit dont les parois empêchent les gouttes de s'écarter les unes des autres. Il imite ainsi les conditions d'un embryon qui serait comprimé dans sa coque, et ces conditions me paraissent fort exceptionnelles. De plus, les gouttes de M. Roux étant aplaties et non sphériques, ses figures sont comparables à des sections d'embryons plutôt qu'à des embryons entiers. La méthode des bulles de savon semble, sous ce rapport, réaliser plus complètement les conditions habituelles de la segmentation.

L'idéal serait, évidemment, de pouvoir opérer sur des bulles entièrement isolées et flottant librement dans l'air, mais les expériences ne sont guère possibles à réussir dans ces conditions.

M. Dreyer figure pourtant (**1892**, fig. 150, 158, 161, pl. XXIV) quelques groupes de bulles entièrement isolés, mais il ne semble pas les avoir effectivement réalisés puisqu'il dit (p. 352) qu'il faut les supposer flottant dans l'atmosphère ; toutes ses observations paraissent avoir été faites, soit sur de la mousse de bière agitée dans une bouteille (p. 352), soit sur des bulles flottant à la surface d'eau savonneuse (fig. 149-157, pl. XXIV). Mais, par ce dernier procédé, on n'obtient que des moitiés de bulles, et elles s'écartent les unes des autres avec tant de facilité qu'il est à peu près impossible d'en superposer plusieurs.

J'avais d'abord essayé de déposer mes bulles à la surface d'un tapis de drap ; je pouvais alors les faire rouler et les rapprocher les unes des autres ; je suis parvenu à imiter ainsi les stades à quatre et même à huit cellules, mais les bulles de savon sont, dans ces conditions, si fragiles qu'il m'a été impossible d'en faire une étude sérieuse. Voici alors le mode opératoire que j'ai employé. Il est très simple, ce qui n'empêche pas les expériences d'être encore assez délicates. Je me suis servi, comme support pour mes bulles, d'un godet de porcelaine. Les bulles ont été soufflées, au moyen d'un chalumeau de paille, avec du liquide de Terquem ou un mélange au savon et à la glycérine[1]. J'avais soin de bien mouiller le godet avec le liquide employé, puis j'y déposais, une à une, les bulles qui prenaient d'elles-mêmes leur position d'équilibre. Pour pouvoir étudier à loisir les figures ainsi obtenues, j'avais braqué deux appareils photographiques, l'un vertical, l'autre horizontal, qui me donnaient, avec une pose très courte, deux projections rectangulaires des bulles. J'ai pu reproduire ainsi, avec une similitude frappante, les stades à 4, 8, 12, 16 cellules de la segmentation.

Pour ce qui est du stade 4, qui doit seul nous occuper en ce

[1] Voici la composition du liquide de Terquem tel qu'il est employé au laboratoire de Physique de la Sorbonne. C'est celui qui m'a donné les meilleurs résultats : savon de Marseille, 15 gr., dissous à chaud dans 1000 gr. d'eau distillée ; après complète dissolution, ajouter à chaud 300 gr. de sucre ; filtrer après refroidissement. Quand le liquide devient trop épais, chauffer légèrement au bain-marie.

moment, il s'y produit toujours deux sillons polaires, comme on doit s'y attendre. Si l'on dépose dans le godet quatre bulles aussi égales que possible, de façon qu'elles soient à peu près au même niveau, on obtient deux sillons polaires parallèles. Le plus souvent le supérieur est plus court que l'inférieur, parce que les deux bulles qui sont écartées l'une de l'autre sont rejetées un peu plus loin que leurs deux congénères du centre du godet, et par suite un peu plus haut contre ses parois. Il y a alors deux bulles se touchant suivant un plan qui a la forme d'un trapèze, et deux autres, placées à un niveau un peu plus élevé, entièrement séparées l'une de l'autre. Les bulles ne se touchent que trois à trois suivant une même arête, et leurs cloisons font entre elles des angles très voisins de 120°; comme les parois sont rarement des plans géométriques, il est à peu près impossible de mesurer les angles d'une façon rigoureuse. Quoi qu'il en soit, cette description pourrait convenir mot pour mot au stade normal à quatre cellules chez le Troque, tant l'identité est parfaite.

Si maintenant on dégonfle légèrement, en aspirant avec le chalumeau, les deux bulles placées aux extrémités du sillon polaire, on voit le sillon polaire supérieur s'allonger et devenir égal à l'inférieur (fig. 1 et 2 pl. XII) : j'ai déjà signalé l'existence de ce cas particulier chez le Troque, et il est fréquent dans bien d'autres animaux.

Si l'on continue à dégonfler les mêmes bulles, le sillon inférieur devient à son tour plus court que le supérieur.

Partant du même stade initial, si l'on gonfle au contraire les deux bulles placées aux extrémités du sillon polaire, ou, ce qui est plus facile et revient au même, si l'on dégonfle les deux autres, on voit le sillon polaire supérieur se réduire jusqu'à n'avoir plus qu'une fraction de millimètre (fig. 3 et 4, pl. XII.) : il passe alors facilement inaperçu, et bien des embryons que l'on a décrits sans sillons polaires sont probablement des cas analogues.

Lorsque l'on continue à dégonfler les cellules qui se touchent suivant les sillons polaires, on voit au moment où le sillon supérieur

devrait se réduire à un point, se produire brusquement un sillon supérieur perpendiculaire à sa direction primitive. Il y a alors deux bulles se touchant à la partie inférieure seulement et deux autres en contact seulement à la partie supérieure ; il y a deux sillons polaires croisés, et les faces de contact des cellules ont la forme de deux triangles isocèles légèrement curvilignes opposés par le sommet (fig. 5 et 6 pl. XII) : c'est la description même d'un cas particulier du stade 4 du Troque dont j'ai parlé plus haut.

Il est facile d'obtenir ainsi deux sillons polaires égaux et croisés ; c'est le cas réalisé chez *Podocoryne* et *Hydractinia* (Bunting, **1894**, fig. 26, pl. X), *Branchipus* (Spangenberg, **1875**, fig. 19, pl. III), *Asterina* (Ludwig, **1882**, fig. 5 et 6, pl. I), et bien d'autres.

Enfin en continuant toujours, on voit le sillon inférieur devenir à son tour plus court que le supérieur. C'est ce qui doit avoir lieu chez *Unio* (Lillie, **1895**, p. 12), où, par une exception unique, le sillon polaire inférieur, d'ailleurs fort court, est situé entre les cellules latérales A et C.

Pendant ces modifications, les cloisons, presque planes quand les sillons sont égaux et parallèles, s'incurvent davantage à mesure que le sillon supérieur se réduit, la convexité étant tournée vers les deux cellules en contact, exactement comme dans les embryons.

Ainsi, rien qu'en modifiant, et dans des proportions très faibles, les dimensions relatives des cellules, on obtient successivement tous les cas possibles du stade 4 muni de sillons polaires. Ces dimensions relatives paraissent donc jouer un certain rôle dans l'aspect que prend l'ensemble, mais il est visible qu'elles ne sont pas seules à agir. Leur action est même assez accessoire, car à mesure que les dimensions varient, on voit les bulles se déplacer d'elles-mêmes légèrement. Quand le sillon supérieur se raccourcit, les bulles situées à ses extrémités s'élèvent plus haut que leurs voisines ; elles viennent enfin en contact l'une avec l'autre par dessus leurs deux congénères, au moment où les sillons polaires se croisent. On est amené ainsi à supposer que les dimensions interviennent surtout en agissant sur la

disposition des éléments les uns par rapport aux autres. Et en effet, on peut obtenir ces mêmes aspects successifs en agissant seulement sur la disposition des bulles, tout en leur laissant un volume égal, autant qu'il est possible. Le stade 4 à sillons égaux et parallèles peut s'obtenir par exemple sur un tapis de drap ; le cas à sillon supérieur plus court est celui qui s'obtient le plus facilement dans un godet. Quand ce mode est réalisé, il suffit, au moyen du chalumeau, de soulever l'une des bulles extrêmes et de l'amener ainsi au contact de la bulle opposée pour voir se produire aussitôt la figure à sillons croisés. Celle-ci est sensiblement plus stable que l'autre qui est difficile à conserver hors du godet. Avec un peu d'attention, on arrive à reproduire de cette manière toutes les figures précédemment décrites, sans toucher aux dimensions respectives des éléments.

Il n'est donc nullement nécessaire que les bulles soient inégales pour obtenir toutes les variétés possibles de sillons polaires. M. Roux était arrivé à une conclusion tout opposée au moyen de ses gouttes d'huile maintenues à la périphérie par les parois du verre ; il admettait (**1897** p. 17) que dans le cas d'œufs ronds, une au moins des cellules devait être plus petite que les autres pour amener la formation des sillons polaires : « Bei runder Peripherie der Anordnung also bei runden Eiern, ist diese doppelte Brechung dadurch bedingt, dass mindestens eine der vier Zellen in radiärer Richtung « niedriger » ist als die anderen. » J'ai déjà dit qu'à mon avis les bulles de savon entièrement libres à leur périphérie imitaient, bien mieux que les gouttes d'huile de M. Roux, les conditions ordinaires des Mollusques.

Les bulles inégales peuvent donner lieu, ainsi que le supposait M. Roux (**1897** p. 19) à toute une série d'expériences aussi instructives. On peut encore à volonté réaliser soit les sillons parallèles, soit les sillons croisés. Deux grosses bulles et deux petites avec sillons parallèles imitent le cas de l'Aplysie (Blochmann, **1883**, fig. 3, pl. XX) ; avec sillons croisés celui de *Nereis* (Wilson, **1892**, fig. 5, pl. XIII) si les grosses cellules sont opposées chacune à une petite pour former

un sillon polaire; celui de *Discœcœlis* (Lang, **1884**, p. 330) si les grosses cellules forment entre elles un sillon polaire. Trois grosses bulles et une petite avec sillons parallèles imitent *Cymbulia* (Fol, **1875**, fig. 8, pl. VIII). Une grosse et trois petites avec sillons parallèles reproduisent la figure de l'Arénicole (Child, **1900**, fig. 10, pl. XXI), avec sillons croisés celle de *Unio* (Lillie **1895**, p. 11) ; et les angles mêmes sont à très peu près identiques.

Comme on le voit, il n'est pas d'exemple dans le groupe des Mollusques et des Annélides qui ne puisse être reproduit scrupuleusement, dans tous ses détails, par la juxtaposition de bulles de savon, et une pareille identité dans les effets autorise, ce me semble, à penser qu'il y a identité dans les causes, c'est à dire que les actions capillaires jouent un très grand rôle dans la disposition des blastomères au stade que nous étudions.

Mais ces causes, nous l'avons vu, ne sont pas les seules. Si elles nous expliquent pourquoi il existe dans tous les cas considérés des sillons polaires, elle ne suffisent pas à expliquer les dimensions relatives de ces sillons, ni pourquoi ils sont tantôt parallèles, tantôt croisés. L'étude que nous venons de faire nous a montré que ces dispositions dépendaient surtout de la position relative des cellules et, jusqu'à un certain point, aussi de leurs dimensions. Or ces deux facteurs sont certainement en rapport avec la direction et la position des fuseaux, et celles-ci dépendent probablement en partie tout au moins de la distribution du vitellus dans l'œuf. Ainsi l'existence des sillons polaires est due au jeu des forces capillaires, le détail de leur disposition est produit par le mode d'orientation des fuseaux.

Mais alors, puisque la capillarité doit évidemment toujours exercer son action, pourquoi les sillons polaires n'existent-ils pas toujours? Les expériences de M. Roux (**1897**, p. 11-12) ont montré que la disposition radiaire de quatre gouttes d'huile égales autour d'un même axe avec ou sans cavité centrale pouvait être obtenue artificiellement à la seule condition que la périphérie de l'ensemble soit maintenue par la paroi cylindrique du vase à expérience. On peut

même de cette manière réaliser des figures symétriques par rapport à un plan, dans lesquelles il y a deux petites gouttes se touchant en avant et deux grosses en contact entre elles en arrière, toutes groupées autour d'un même axe, c'est-à-dire la disposition même réalisée chez la plupart des Ascidies par exemple.

La capillarité suffirait donc seule à expliquer tous les cas, en supposant seulement une compression de la part de la coque des œufs. Il est possible que cette condition soit réalisée chez un certain nombre de types, mais il me paraît difficile de croire qu'elle existe toujours dans des cas semblables. Si l'on réfléchit que chez les Ascidies en particulier toute la suite de la segmentation est rigoureusement symétrique par rapport à un même plan qui est le premier plan de division de l'œuf, il semblera plus logique d'admettre, comme on le fait d'ailleurs généralement, que la disposition des premiers plans de clivage est une annonce précoce de la symétrie des stades suivants et qu'il intervient là un tout autre ordre d'actions que les forces purement physiques. Celles-ci s'imposent au contraire lorsque leur action n'est pas masquée par les facteurs internes.

Stade 8.

Environ deux heures après la ponte le stade 8 est atteint. Les fuseaux qui lui donnent naissance sont dexiotropiques, mais d'une façon peu accentuée tout d'abord, leur obliquité augmente ensuite pendant leur développement (fig. 17 et 18, pl. XIII). Cette division a presque l'aspect d'un bourgeonnement, et il semble que les bourgeons, placés dès l'origine un peu à gauche du plan de symétrie de leurs cellules mères par suite de l'obliquité des fuseaux, aient tendance à tomber dans les intervalles entre les macromères. Ces fuseaux sont presque rigoureusement perpendiculaires aux précédents qui étaient læotropiques.

Assez souvent, surtout quand les sillons polaires des quatre premières cellules sont restés très longtemps parallèles entre eux, les petits éléments *1a, 1b, 1c, 1d,* sont, au moment de leur formation,

séparés les uns des autres au pôle animal par une petite cavité qui peut être presque régulière. Le premier quartette de micromères présente alors une symétrie radiaire presque parfaite ; mais cette disposition est assez rare et ne persiste jamais. Toujours les cellules *1a* et *1c* sont plus voisines l'une de l'autre que leurs deux congénères. De toute façon l'état final est le même : les quatre micromères alternent avec les macromères ; les cellules *1a* et *1c* se touchent suivant un plan qui se traduit au dehors par un sillon polaire incliné à 120° environ de celui du pôle végétatif ; *1b* et *1d* sont entièrement écartées l'une de l'autre (fig. 19 et 20, pl. XIII). A ce stade, rien ne différencie encore l'extrémité antérieure de l'extrémité postérieure de l'embryon, et il suffit de faire tourner de 180° la figure de ce stade pour obtenir un aspect identique ; la cellule marquée *A* dans les dessins pourrait aussi bien s'appeler *C* et *B* pourrait être *D*. Mais de toute façon le plan sagittal de la future larve est perpendiculaire au sillon polaire inférieur, et le sillon du pôle animal est oblique d'avant en arrière et de droite à gauche.

Les cellules *1a* et *1c* se touchent parce que, avant ou pendant leur production, les cellules *A* et *C* qui leur ont donné naissance sont venues se toucher au pôle supérieur : le sillon polaire supérieur est en effet venu se placer dans le plan sagittal, perpendiculairement à l'inférieur (fig. 17, pl. XIII). Lorsque les cloisons se sont produites, elles ont isolé les parties supérieures, des macromères *A* et *C*, qui sont en contact.

Quant à l'alternance des cellules supérieures avec les inférieures, on serait tout d'abord tenté de croire qu'elle est nécessitée par l'action de la capillarité et que l'obliquité des fuseaux n'intervient que d'une façon accessoire. Il n'en est rien cependant, et les lois capillaires s'accommodent fort bien d'une superposition exacte des petites cellules aux plus grosses avec formation d'un sillon polaire supérieur perpendiculaire à l'inférieur. C'est la disposition qui se produirait si les fuseaux n'étaient pas obliques.

M. Roux (**1897**, p. 35-36) est parvenu, au prix de grandes diffi-

cultés, à réaliser avec des gouttes d'huile la superposition de deux couronnes de quatre gouttes toutes égales, mais toujours avec la condition de la pression périphérique ; encore n'a-t-il obtenu ainsi que des dispositions très instables qu'il n'a pu figurer : les gouttes supérieures ont immédiatement tendance à alterner avec les inférieures et à s'introduire entre elles.

L'expérience est délicate aussi à réussir avec les bulles de savon ; j'y suis parvenu cependant en plaçant d'abord dans le godet quatre bulles formant des sillons polaires parallèles assez longs, et en déposant deux bulles plus petites sur les extrémités du sillon supérieur, de façon à leur faire produire un sillon perpendiculaire au précédent. Il ne reste alors plus qu'à ajouter les deux derniers éléments du quartette supérieur : ils se superposent exactement aux grosses bulles correspondantes (fig. 7, pl. XII). La disposition ainsi obtenue est parfaitement stable, et il faut un effort pour faire tourner le quartette de micromères et obtenir l'alternance avec les grosses bulles. Cette expérience va contre l'explication de M. Viguier (**1898**, p. 45), pour lequel l'alternance des cellules est une conséquence de l'état d'équilibre qu'elles sont forcées de prendre. Elle est également plutôt contraire à l'opinion de M. Wilson (**1892**, p. 450-453). Pour cet auteur le type primitif de la segmentation serait le type radial vrai (*true radial type*), dans lequel les deux premiers plans de division sont parfaitement verticaux et le troisième parfaitement horizontal (c'est-à-dire perpendiculaire à l'axe des pôles de l'œuf) ; et le type spiral en dériverait par suite de la « pression réciproque » des cellules. L'attraction capillaire réciproque des éléments tout au moins n'exige pas l'alternance des deux quartettes.

Chez le Troque et les autres animaux dont la segmentation est du type spiral, la superposition exacte des micromères aux macromères est rendue impossible par l'obliquité des fuseaux ; pour peu que cette obliquité existe, pour peu que la superposition ne soit pas rigoureuse, la capillarité intervient pour obliger les petites cellules à descendre dans les intervalles des grandes et pour faire tourner d'un certain

angle le sillon polaire du quartette supérieur. Si en effet sur quatre grosses bulles on en dépose quatre petites, égales entre elles, sans prendre de précaution particulière, c'est toujours l'alternance que l'on obtient. Pour rendre complète la ressemblance des bulles avec les embryons il faut toutefois user d'un petit artifice : comme on ne peut souffler à la fois les quatre bulles du quartette supérieur, la première que l'on dépose dans le sillon des grosses sphères s'enfonce assez notablement entre elles, de sorte que lorsque l'on ajoute les trois autres, elle continue à occuper le centre de l'ensemble et reste à un niveau un peu moins élevé. La figure obtenue est alors irrégulière. Dans la segmentation, pareille chose ne peut se produire parce que les quatre petites cellules se forment simultanément et qu'il n'y a aucune raison pour que l'une d'elles se place au centre du système. Pour imiter l'embryon il faut, lorsque les bulles sont mises en place, traverser au moyen du chalumeau tout le quartette supérieur d'un côté à l'autre en poussant la cellule centrale, de manière à la faire sortir de sa position centrale et déprimée.

On obtient alors la disposition figurée (fig. 8, pl. XII) dont la similitude avec un embryon est vraiment surprenante : non seulement tous les rapports des cellules entre elles sont minutieusement imités, mais encore les angles des cloisons eux-mêmes sont exactement reproduits. Avec une pareille ressemblance il est hors de doute que la capillarité impose la disposition générale des cellules de ce stade à l'état de repos ; ce sont au contraire des facteurs d'un autre ordre qui déterminent les autres conditions : l'alternance des quartettes est due à l'obliquité des fuseaux, le sens du déplacement des micromères au sens de la division, la position du sillon polaire supérieur à celle du sillon du stade précédent.

La direction dexiotropique du clivage à ce stade est générale dans le groupe des Mollusques et des Vers, sauf l'exception des Mollusques inversés dont je parlerai plus loin.

Il est à peine nécessaire de faire remarquer que les rapports du sillon polaire placé entre les micromères ne sont nullement généraux

chez les Mollusques et les Vers. Le changement d'orientation de ce sillon, qui se place entre *1a* et *1c*, alors qu'au stade précédent, il était entre *B* et *D*, est même tout à fait exceptionnel. Pourtant *Capitella* serait un exemple d'un processus analogue, à en juger par les figures 5 et 6, planche I, de M. Eisig (**1898**), mais les rapports de ces sillons ne paraissent pas avoir une grande constance chez cet animal, ou du moins ils n'ont pas attiré l'attention de M. Eisig, qui n'en parle pas dans son texte et les figure assez variables dans ses planches.

La figure 117-*J*, page 181 de M. Guiart (**1901**) ferait croire aussi que quelque chose d'analogue se passe chez le Pleurobranche, si la figure voisine *I* ne montrait entre les micromères des rapports inverses. Aucune description n'accompagne malheureusement ces dessins.

Chez la Néritine, où le rapprochement des cellules *A* et *C* n'a pas lieu, même pendant la formation du premier quartette, et où par conséquent les sillons polaires situés entre les macromères ne sont jamais croisés, ce sont les cellules *1b* et *1d* qui se touchent comme leurs cellules mères, et le sillon du premier quartette est perpendiculaire à celui du Troque. (Blochmann, **1882**, fig. 43, pl. VII.) C'est là le cas habituel lorsque les sillons sont parallèles au stade 4 : cela a lieu par exemple chez *Aplysia* (Georgevitsch, **1900**, fig. 7, p. 152 et fig. 8, p. 153), *Philine* (Guiart, **1901**, fig. 99-6, p. 162), *Umbrella* (Heymons, **1893**, fig. 4, pl. XIV), *Ilyanassa* (Crampton, **1896**, fig. 9, pl. I), *Clymenella* (Mead, **1897**, fig. 67, pl. XV), *Arenicola* (Child, **1900**, fig. 12, pl. XXI). Au contraire, lorsque les sillons du stade 4 sont croisés, la disposition du Troque est atteinte tout naturellement : *Limax* (Kofoid, **1895**, fig. 17 et 19, pl. II, Meisenheimer, **1896**, fig. 10 et 14, pl. XX), *Nereis* (Wilson, **1892**, fig. 12, pl. XIV), *Discocœlis* (Lang, **1884**, fig. 7, pl. XXXIV), etc. Chez *Planorbis marginatus*, la disposition du Troque est obtenue avec des sillons parallèles au stade 4, mais par un tout autre procédé : le clivage y est inversé ; il est læotropique (Rabl, **1879**, fig. 10-*A*, pl. XXXII), tandis que chez *Planorbis trivolvis*, où les sillons sont

croisés, la position du premier quartette est inverse (Holmes, **1900**, fig. 7, pl. XVII). Enfin dans d'autres cas, tels que *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 56), il semble n'y avoir pas de relations fixes entre le sillon polaire du premier quartette et celui des macromères ; cela tient peut-être à l'extrême petitesse des éléments du premier quartette : ils naissent probablement isolément et se rapprochent un peu au hasard.

Stade 12.

Le stade à douze cellules se rencontre assez rarement, et le plus souvent l'embryon passe directement de huit à seize blastomères par division simultanée de tous ses éléments. Ces divisions sont, comme on doit s'y attendre, toutes læotropiques. Quand elles ne sont pas simultanées, ce sont toujours les macromères qui se divisent les premiers pour donner naissance au second quartette de micromères *2a-2d* ; il se produit ainsi un stade 12 très transitoire (fig. 21 et 22, pl. XIII). Les fuseaux, nettement læotropiques dès leur apparition, sont presque rigoureusement perpendiculaires aux précédents. Les cellules *2b* et *2d* se touchent entre elles comme leurs cellules mères *1B* et *1D*, et leur surface de contact se traduit en projection horizontale par une ligne centrale analogue aux sillons polaires. Le développement læotropique du deuxième quartette fait tourner cette ligne par rapport au sillon polaire inférieur d'un angle d'environ 50 à 55°. Ce mouvement entraîne naturellement aussi le quartette supérieur ; nous avons vu son sillon faire avec celui des macromères un angle de 60° environ ; cet angle change peu dans ce mouvement et, entre le sillon polaire du premier quartette et la ligne centrale du second, il persiste un angle de 60 à 65°. Il reste environ 65° pour l'angle formé par les sillons des deux pôles. Tous ces angles sont fort difficiles à mesurer exactement et ne sont pas absolument fixes ; ils changent constamment pendant la division des cellules et, lorsqu'un état de repos est atteint, ils dépendent en partie de la taille relative des éléments.

Ici les blastomères du deuxième quartette sont intermédiaires en dimensions entre ceux du premier et les macromères, et la différence de taille entre ces éléments n'est pas très considérable.

J'ai pu obtenir avec des bulles de savon des figures identiques aux embryons et où les angles sont tout à fait comparables quand on est parvenu à imiter assez exactement les rapports de dimension des cellules (voir fig. 9, pl. XII). J'ai trouvé dans une expérience les angles suivants : entre le sillon polaire inférieur et la ligne centrale du deuxième quartette, 50°, entre cette ligne et le sillon supérieur, 65°. Les moindres détails dans la disposition des éléments sont reproduits avec une fidélité extrême. Pour faire l'expérience, il faut ajouter un quartette de bulles sur une reproduction du stade 8, toujours en employant le même petit artifice pour éviter qu'une des bulles ne se maintienne au centre de la figure. Je n'ai vu nulle part de description d'une semblable expérience : M. ROUX lui-même n'a pas dépassé le stade 8 avec son procédé.

Bien entendu ici encore la capillarité n'exige point l'alternance des cellules de deux quartettes successifs, et rien n'empêche de superposer deux d'entre eux ou même tous les trois, sans les faire alterner; mais cette disposition est exclue dans la nature par l'obliquité des fuseaux, et celle-ci paraît amenée elle-même par une tendance des fuseaux à se placer perpendiculairement à ceux qui les ont précédés.

Je n'ai pas observé à ce stade de cavité de segmentation.

Rien ne distingue à ce moment *2d* de ses congénères, ni l'extrémité antérieure de l'embryon de la postérieure. On sait que la cellule *2d* a, chez beaucoup d'animaux, une histoire particulière qui lui a fait attribuer par MM. v. WISTINGHAUSEN (**1891**, p. 52), et WILSON (**1892**, p. 388), un nom spécial, celui de « premier somatoblaste ». Quant aux trois autres éléments de même génération, ils ont reçu de M. EISIG (**1898**, p. 10), le nom de « œsophagoblastes ».

Le sens læotropique de la formation du deuxième quartette est général chez les Mollusques, sauf toujours l'exception des formes inversées. Cependant la figure 117-*L.*, p. 181 de M. GUIART (**1901**)

la représente comme dexiotropique chez le Pleurobranche; mais comme aucune description, aucune indication de fuseaux, n'accompagne ce dessin, on peut penser à une inadvertance dans la notation des cellules.

Le mouvement de rotation imprimé au quartette supérieur par le développement du second existe chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 57), *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, fig. 15, pl. II), *Capitella* (Eisig, **1898**, fig. 10, pl. I), etc. Il n'a pas lieu au contraire chez *Neritina* (Blochmann, **1882**, fig. 44, pl. VII). Cette rotation se produit lorsque les cellules du deuxième quartette sont assez volumineuses pour soulever le premier et le séparer des macromères ; quand elles sont petites, c'est leur point de formation qui détermine leur action ; si elles bourgeonnent tout contre les éléments du premier quartette, elles peuvent encore déterminer sa rotation : c'est le cas de *Crepidula* ; au contraire quand elles naissent loin de l'axe, en dehors du quartette supérieur, elles s'accolent à lui seulement après leur complet isolement et ne déterminent aucun mouvement : c'est ce qui a lieu chez la Néritine. Dans ce cas, il y a superposition des cellules du deuxième quartette à celles du premier.

M. Viguier, qui représente ce même mouvement chez *Tethys* (**1898**, fig. 10 et 12, pl. VII), cherche à expliquer (p. 46) l'alternance de sens des divisions par l'existence de liaisons protoplasmiques entre les éléments nés de la même cellule mère. Le micromère *1a*, par exemple, étant tombé dans l'intervalle entre *A* et *B*, reste pendant un certain temps en relation avec *A* de façon à ne pouvoir en être détaché facilement ; aussi, lorsque *2a* se produit, il ne peut repousser *1a* hors du sillon qu'il occupe à cause de son union avec *A* : c'est alors de l'autre côté de *A* qu'il va se placer. Malheureusement cette explication très ingénieuse ne peut suffire à ramener les phénomènes à des causes actuelles, puisque les fuseaux sont orientés dans leur direction définitive dans la cellule mère elle-même, et que, de plus, l'immense majorité des auteurs n'a pas parlé de ces liaisons : pour ma part, je n'en ai jamais vu trace. Il faut alors admettre que

les mouvement dus à des causes disparues ont été conservés par hérédité ; mais alors il ne s'agit plus de causes purement actuelles, et on fait intervenir des facteurs internes.

Stade 16.

La division en deux cellules à peu près égales de tous les éléments du premier quartette conduit au stade 16 (fig. 23 et 24, pl. XIII). Cette division est læotropique et est déjà commencée le plus souvent pendant l'achèvement du stade précédent.

Pendant la mitose, la partie inférieure de chaque cellule du premier quartette s'allonge vers le bas de façon à venir toucher aux macromères entre les cellules voisines appartenant à la seconde génération, par exemple *1d* entre *2a* et *2d*. Par suite cette extrémité, qui devient la cellule $1d^2$, ne peut se déplacer latéralement pendant la division, et c'est au contraire l'autre moitié de la cellule, c'est-à-dire $1d^1$, qui est repoussée hors de sa position. Il en résulte que l'ensemble des quatre cellules du pôle apical $1a^1$-$1d^1$, à mesure qu'il se sépare de $1a^2$-$1d^2$, tourne en sens inverse des aiguilles d'une montre jusqu'à ce qu'un nouvel état d'équilibre soit atteint. A ce moment, des mesures directes effectuées sur un embryon m'ont donné les chiffres suivants : angle du sillon polaire des macromères avec la ligne centrale du deuxième quartette, 56° ; angle de cette ligne avec le sillon polaire supérieur, 78°. Il reste 46° pour l'angle du sillon polaire supérieur avec l'inférieur [1].

Pour ce stade encore j'ai pu obtenir avec des bulles de savon des figures d'une ressemblance frappante avec les embryons (fig. 10 et 11, pl. XII). Lorsqu'on a imité le stade 12, si l'on parvient à ajouter quatre petites bulles dans les angles du quartette supérieur, on voit les nouvelles bulles glisser dans les intervalles de celles du deuxième quartette en imprimant un mouvement de torsion à la rosette supé-

[1] Dans une précédente note (**1901**-*b*), j'ai donné des chiffres un peu différents, dus à ce qu'ils avaient été pris sur des embryons n'ayant pas encore atteint un état de repos complet après les divisions cellulaires.

rieure. Quand l'expérience est bien réussie, la similitude de ce mouvement avec celui qui se produit lors de la division que nous étudions est tout à fait surprenante. Bien entendu on est maître du sens du mouvement et, dans la nature, c'est encore la direction des fuseaux qui le détermine. Quand l'état d'équilibre est atteint, les angles des sillons sont très semblables à ceux que l'on observe dans les embryons. J'ai trouvé dans un cas entre le sillon polaire des macromères et la ligne centrale du deuxième quartette, 58°, entre cette ligne et le sillon supérieur, 80°, chiffres bien voisins de 56° et 78° donnés plus haut.

Dans la disposition à douze bulles, si l'on exagère les dimensions de celles qui figurent le deuxième quartette par rapport à celles du premier, lorsqu'on introduira les quatre nouveaux petits éléments dans les angles de la rosette supérieure, ceux-ci pourront se trouver trop petits pour l'espace qu'ils devraient occuper. Par exemple la bulle représentant $1d^2$ ne pourra toucher à la fois les bulles $1a^1$, $1d^1$, $2d$, $2D$ et $2a$, de façon à alterner en même temps avec le premier et le deuxième quartette. Elle pourra alors, selon les cas, alterner avec l'un ou avec l'autre, c'est-à-dire se placer entre $1a^1$ et $1d^1$ et se superposer à $2d$, ou bien glisser entre $2a$ et $2d$ de façon à se placer sous $1d^1$. Dans ce cas, la rosette supérieure ne subit pas de mouvement de rotation et reste à peu près exactement dans la position où elle était au stade 12. Cette deuxième solution (fig. 12, pl. XII) s'obtient plus facilement que la première, parce que les bulles sont sollicitées à descendre par la pesanteur. Mais l'autre peut aussi se produire, et je ne doute pas que ce ne soit une action de ce genre qui ait amené la disposition dessinée par M. Conklin (**1897**), dans sa figure 16, planche II. Il s'agit là d'un cas particulier du stade 12 dans lequel la cellule *2b* n'a pas pu alterner à la fois avec *A* et *B*, et avec *1a* et *1b*; elle s'est alors contentée de se placer entre *1a* et *1b* et de se superposer à *B*, sans glisser dans le sillon séparant les deux macromères voisins. Il ne me paraît pas indispensable d'admettre pour expliquer ce fait une liaison plus intime entre les micromères

qu'avec les macromères, ainsi que le fait M. Conklin (p. 58) : la cellule *2b* est restée là où elle a été produite sous forme de bourgeon avant que son fuseau ait pris complètement son inclinaison læotropique ; retenue par l'attraction capillaire des cellules *1a* et *1b*, elle n'a pu effectuer son déplacement vers le sillon placé entre *A* et *B*, qu'elle ne pouvait remplir en même temps. La figure 17, planche II de M. Conklin montre en *2d*, pour le stade 16, un exemple analogue. Ces exceptions me paraissent de nature à confirmer l'idée que la capillarité joue un rôle dans certains mouvements des cellules pendant la segmentation.

Le sens de la division que nous étudions est encore général, toujours avec les mêmes exceptions. Cependant M. Metcalf (**1893**, p. 254), décrit cette division comme dexiotropique chez le Chiton, mais il a déclaré depuis (Heath, **1899**, p. 581, note 2) n'avoir pas vu les fuseaux et juger seulement, par une boursouflure (*bulging*) des cellules *1a-1d*, qu'elles allaient se diviser dans cette direction. M. Wilson (**1892**, p. 388) donne aussi cette division comme dexiotropique, mais il est visible d'après sa figure 14, planche XIV, qu'il a voulu seulement parler du sens dans lequel les cellules $1a^2$-$1d^2$ (ses a^{11}-d^{11}) s'éloignent des apicales, et que la division est en réalité læotropique. La même confusion pourrait être faite souvent dans les descriptions des auteurs qui n'ont pas adopté la terminologie de M. Conklin pour le sens des divisions nucléaires ; c'est ainsi que M. Eisig, par exemple (**1898**, p. 9) décrit cette même division comme dexiotropique et la figure nettement læotropique (fig. 8, pl. I), et il en est de même à d'autres stades : c'est une simple question de nomenclature.

Il est plus surprenant de voir M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 84), qui adopte la même terminologie que moi, affirmer que les fuseaux de cette première division du premier quartette chez l'Aplysie sont « distinctement dexiotropiques » et (p. 93) reprocher à M. Conklin d'avoir donné (**1897**, p. 57 et 180) cette division comme læotropique chez *Crepidula*. Les figures 2 et 3 (p. 85 et 86) de M. Carazzi et les

figures 16 et 17, planche II, de M. Conklin ne laissent aucun doute sur le sens nettement læotropique de cette division chez ces deux animaux.

La rotation des éléments supérieurs se produit chez un grand nombre de types, mais elle est souvent confondue avec celle qui résulte de la division précédente. *Crepidula* (Conklin, **1897**, fig. 17, pl. II), *Tethys* (Viguier, **1898**, fig. 14, pl. VII), *Nereis* (Wilson, **1892**, fig. 14, pl. XIV), *Discocœlis* (Lang, **1884**, fig. 9, pl. XXXIV), par exemple, présentent des stades à 16 cellules tout à fait semblables à celui du Troque. Chez la Néritine (Blochmann, **1882**, fig. 45, 46, pl. VII), les cellules $1a^2$-$1d^2$ sont si petites qu'elles sont incapables d'imprimer à la rosette supérieure un mouvement de rotation appréciable ; le sillon polaire situé entre les micromères n'a donc pas encore changé de position depuis sa formation ; au contraire celui du Troque a subi des déplacements qui l'ont amené précisément dans la même direction que celui de la Néritine, tandis qu'on se souvient qu'au début il lui était perpendiculaire.

Les cellules $1a^2$-$1d^2$ que nous venons de voir se former ont reçu de M. Wilson (**1892**, p. 388), le nom de *trochoblasts*, et celui de *primary trochoblasts* de M. Mead (**1897**, p. 234) parce que ces éléments prennent part à la formation du voile. M. Conklin (**1897**, p. 59) a proposé celui de *turret cells*, pour exprimer que ces cellules, très petites et longtemps indivises chez son type, lui ont servi de point de repère pour l'identification des éléments des stades suivants. Comme la destinée de ces blastomères chez le Troque est la même que chez les animaux étudiés par M. Mead, j'adopterai sa dénomination de « trochoblastes primaires ».

Stade 20.

Jusqu'ici il nous a été impossible d'orienter exactement l'embryon, c'est-à-dire de distinguer l'extrémité antérieure de l'extrémité postérieure ; toute incertitude va cesser avec le stade à vingt cellules. En même temps, les phénomènes capillaires qui ont expliqué d'une façon si satisfaisante la disposition générale aussi bien que toutes

les particularités des stades précédents, vont soudain se montrer incapables d'agir sur l'ensemble de l'organisme de manière à lui imprimer leur caractère, et ce ne sera plus que sur les détails secondaires que leur action continuera à se manifester.

Le stade 20 est amené par une nouvelle division des macromères qui bourgeonnent dexiotropiquement un troisième quartette de petites cellules; mais en même temps apparaissent des fuseaux dans tous les autres éléments de l'embryon, de manière à préparer un stade à trente-deux cellules. Il n'y a pas une régularité absolue dans la façon dont cet état final est atteint : toutes les divisions peuvent se faire en même temps, mais le fait est rare; le plus souvent quelques mitoses restent en retard; c'est le cas d'un embryon que j'ai reconstruit et qui renferme les vingt cellules suivantes : $1a^1$-$1d^1$ (=4), $1a^2$-$1d^2$ (=4), *2b, 2a*, $2c^1$, $2c^2$, $2d^1$, $2d^2$ (=6), *3c, 3d* (=2), *2A, 2B, 3C, 3D* (=4).

Dans la règle pourtant, c'est la division des macromères qui se produit la première, puis intervient celle du deuxième quartette, enfin celle du premier. Je distinguerai donc, d'une façon un peu schématique, un stade à vingt, et un stade à vingt-quatre cellules avant l'achèvement du stade à trente-deux. Etudions d'abord la formation du troisième quartette (fig. 25-28, pl. XIV).

Les blastomères *3a-3d*, nés des macromères, s'introduisent dans les intervalles des cellules du deuxième quartette ; comme ils se forment dexiotropiquement et qu'ils cherchent à alterner avec les macromères, leur production détermine un mouvement de rotation du deuxième quartette et par suite de tous les éléments qui lui sont superposés. Il en résulte que le sillon polaire supérieur tourne dans le sens des aiguilles d'une montre, de façon à se placer presque exactement dans le plan sagittal du futur embryon, c'est-à-dire perpendiculairement au sillon du pôle végétatif. A ce moment l'animal est presque symétrique par rapport à ce plan sagital, mais jamais d'une manière complète cependant, le deuxième quartette n'étant jamais parfaitement superposé aux macromères.

Jusqu'ici, les quatre macromères étaient restés semblables deux à

deux; tous quatre étaient placés à peu près au même niveau, et ils supportaient les quatre cellules du deuxième quartette disposées en assise continue, deux d'entre elles se touchant pour former la ligne centrale (voyez le schéma, fig. IV-1). Ces dispositions se trouvent au stade 20 entièrement modifiées. L'un des macromères situé dans le plan sagittal, celui qui deviendra postérieur et que j'appellerai *D* désormais, prend soudain une importance toute spéciale : il forme à sa partie supérieure et interne un gros prolongement qui s'enfonce comme un coin dans l'axe de l'embryon, sépare les cellules du deuxième quartette et vient presque au contact des cellules apicales. Il reste pourtant d'habitude en ce point une étroite cavité de segmentation (fig. IV-2). Par suite de ce mouvement, le macromère *3D* paraît, vu du dehors. un peu enfoncé dans l'intérieur de la masse, ce qui accentue l'apparence de symétrie bilatérale de ce stade (fig. 27, pl. XIV).

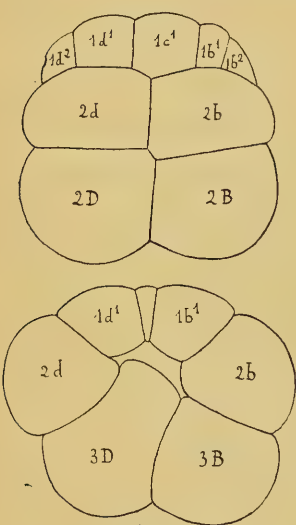


Fig. IV. — Coupes optiques des stades 16 et 20, faites parallèlement au plan sagittal, pour montrer le changement des rapports entre les macromères et le deuxième quartette.

Ce fait si particulier peut-il s'expliquer par les phénomènes capillaires seuls? je ne le crois pas. Sans doute, au premier abord, rien dans la position des cellules ne paraît contraire aux lois de la tension superficielle, mais le fait est que je n'ai jamais pu, par aucun artifice, reproduire cette disposition au moyen de bulles de savon. La difficulté n'est pas d'empiler vingt bulles au lieu de seize; on y parvient facilement et on imite assez bien l'aspect extérieur de ce stade, mais c'est la disposition du prolongement particulier du macromère *3D* que je n'ai pu réaliser. Peut-être un opérateur plus habile parviendra-t-il à imiter encore ce stade au moyen de procédés artificiels, mais la chose n'aurait pas une importance extrême, car à un certain

moment du développement, un peu plus tôt ou un peu plus tard, on est obligé de reconnaître que la capillarité ne suffit plus à expliquer la forme des embryons. Jusqu'ici nous avons vu la capillarité intervenir pour imposer la disposition générale, pour régulariser en quelque sorte l'arrangement des produits de la division, mais il nous a fallu faire appel à d'autres facteurs : obliquité des fuseaux, disposition du vitellus, tendances, héréditaires, diverses, en un mot facteurs internes (*intrinsic factors* de M. Conklin, **1897**) pour rendre compte de la taille des cellules, du sens et de l'ordre de leur division. Jusqu'ici ces facteurs se tenaient au second plan, se bornant à préparer les éléments que les facteurs physiques disposaient ensuite selon leurs lois; à partir de maintenant, il semble que les rôles soient renversés et que les facteurs intrinsèques commencent à mettre en lumière leur prédominance qui ira en s'affirmant par la suite.

Avec ce stade se montre aussi la première indication complète de l'orientation de l'embryon. Cette orientation se laisse apercevoir selon les animaux, à des stades très différents. Il est des cas, comme *Lepidonotus* (Mead, **1897**, p. 267), où elle n'est pas encore visible au stade 64, et chez *Podarke* (Treadwell **1901**, p. 410), elle apparaît précisément à ce stade. Mais ce retard est très exceptionnel. Chez *Limax* (Meisenheimer, **1896**, p. 435), c'est au stade 40, au moment où apparaît le mésoderme, que l'orientation devient possible. Chez *Ischnochiton* (Heath **1899**, p. 574), c'est au stade 28; chez *Neritina* (Blochmann, **1882**, p. 158) c'est au stade 24. Bien plus souvent l'orientation est possible dès le stade 2; il en est ainsi dans tous les cas où les deux premières cellules sont inégales.

Le sens de formation du troisième quartette est général chez les Mollusques normaux. Chez *Ischnochiton* (Heath, **1900**, p. 582), le troisième quartette est plus gros que les macromères, et il se produit entre ceux-ci un mouvement analogue à celui qui a eu lieu au pôle animal du Troque lors de la formation du premier quartette; le sillon polaire change de sens. C'est du moins ce qui résulte des figures 10 et 12, planche XXXI, de M. Heath : dans la première, le sillon polaire

est entre *B* et *D*; dans la seconde, il est entre *A* et *C*. Chez *Chiton* aussi (Metcalf, **1893**, fig. 12, pl. XV), le troisième quartette est plus volumineux que les macromères ; aussi M. Metcalf lui conserve-t-il la dénomination *V-V*, qu'il attribuait jusque-là aux macromères; voyez mon tableau, pl. XXI.

Stade 24.

La division qui suit immédiatement la formation du troisième quartette et bien souvent l'accompagne est celle des quatre cellules du deuxième quartette. Les fuseaux en sont nettement dexiotropiques dès le début et à peu près parallèles à ceux qui ont produit la troisième génération de micromères (fig. 25, 26, 27, pl. XIV). Dans chaque quadrant, la cellule la plus élevée, qui surplombe obliquement sa congénère, est sensiblement plus volumineuse (fig. 29, 30, pl. XIV). Très souvent, surtout quand la division vient de se produire et que les éléments sont encore arrondis et nettement séparés comme cela arrive à chaque mitose, ces paires de cellules font fortement saillie au-dessus de la surface de l'embryon, de sorte que celui-ci, vu du pôle animal, affecte la forme d'une croix grecque très régulière, à bras courts et légèrement bifurqués (fig. 29, 31, pl. XIV). Les cellules $2a^1$-$2d^1$ sont à ce stade, après les macromères, les éléments les plus volumineux de l'embryon.

Est-il besoin de dire que les dimensions relatives de ces cellules sont très variables chez les Mollusques. Les rapports toutefois restent les mêmes; comparant ma figure 29, planche XIV, avec la figure 19, planche II, de M. Conklin (**1897**), on verra, dans l'une comme dans l'autre, une plaque centrale formée par les cellules apicales et les trochoblastes, tous dérivés du premier quartette, et tout autour un anneau composé des huit cellules du deuxième et de quatre du troisième quartette. Ces douze cellules constituent les *belt cells* de M. Conklin (p. 64). On remarquera que les rapports des cellules sont les mêmes chez ces deux animaux.

Il en est tout autrement si l'on compare ces deux dessins avec la

figure 48, planche VII, de M, BLOCHMANN (**1882**), chez la Néritine. Ici, de nouvelles observations sont désirables, car les interprétations proposées par MM. KOFOID (**1894**, p. 192), et CONKLIN (**1897**, p. 65), ne suffisent pas encore à lever toutes les difficultés. Voici (fig. V-1) la traduction dans notre nomenclature des indications de M. BLOCHMANN; celles-ci sont marquées entre parenthèses. Il ne peut être douteux un seul instant que M. BLOCHMANN se soit trompé dans l'identification de ses cellules : cela résulte de la comparaison même de ses figures. D'après le diagramme ci-joint, la cellule $3a$ (b_3, de M. BLOCHMANN) semble avoir subi un déplacement dans le sens læotropique, puisqu'elle est rejetée en ce sens hors du plan de symétrie de $3A$ $(=b)$[1]. Or, M. BLOCHMANN dit lui-même (p. 157), que la division qui lui donne naissance est dexiotropique, et la figure de profil (47 pl. VII) ne laisse aucun doute à cet égard. C'est donc plus loin, dans le sens dexiotropique à partir du plan médian de $3A$ qu'il faut chercher la cellule à identifier avec $3a$. On a le choix entre les deux suivantes : $2b^1$ $(=a'_2)$ et $2b^2$ $(=a_2)$. M. KOFOID a préféré la première, M. CONKLIN la seconde, et avec plus de raison semble-t-il. En effet, la cellule $2b^1$ $(=a'_2)$ est, d'après la figure 48 de M. BLOCHMANN, plus élevée que ses voisines, qu'elle recouvre toutes deux. Il serait bien étrange que cet élément,

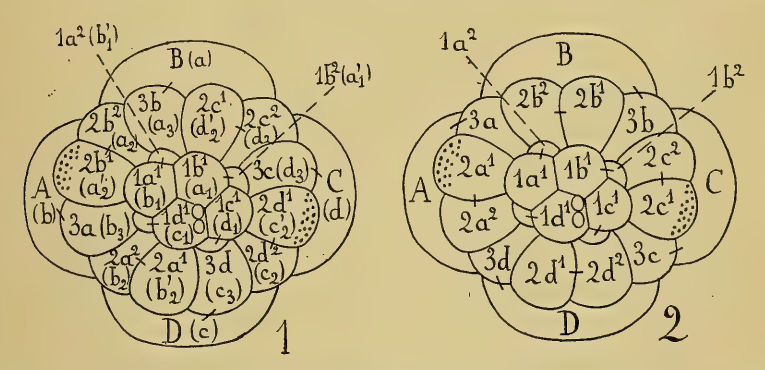


Fig. V. — Stade 24 de la Néritine (BLOCHMANN, 1882, fig. 48, pl. VII). — 1. Interprétation de M. Blochmann. — 2. Interprétation de M. Conklin.

[1] Au lieu de *A-D* sur la fig. V, lisez *3A-3D*.

qui vient de naître au-dessous des autres micromères, ait écarté les cellules voisines pour venir se placer ainsi au-dessus d'elles. En reprenant encore l'interprétation de M. Blochmann, on voit (p. 157) que la division de *2b* ($=a_2$) et *2d* ($=c_2$), et probablement des autres éléments du deuxième quartette, se produit en sens inverse des aiguilles d'une montre, c'est-à-dire læotropiquement, et en effet sa figure 48 montre la cellule $2b^1$ ($=a'_2$) à gauche et au-dessus de $2b^2$ ($=a_2$). Le sens de cette division serait en contradiction avec le cas général chez les Mollusques ; or la figure 47, située à côté de la précédente, montre avec évidence que le fuseau contenu dans *2a* ($=b_2$) est dexiotropique. Il y a là, semble-t-il, contradiction. Du reste, M. Blochmann avertit qu'il n'est pas absolument certain de son interprétation parce qu'il n'a observé ce stade important qu'une seule fois. M. Conklin explique fort bien la figure en question : pour cet auteur, la cellule $2b^1$ ($=a'_2$), de M. Blochmann, est en réalité $2a^1$; c'est en effet la cellule de la zone des *belt cells* placée le plus près du pôle animal ; elle recouvre ses deux voisines. *3a* ($=b_3$), de M. Blochmann, devient $2a^2$, qui est recouverte par la précédente ($=a'_2$), et recouvre la suivante ($=b_2$). De cette manière, les rapports des éléments sont identiques chez *Neritina* et *Crepidula* ou *Trochus,* et le sens dexiotropique des deux dernières divisions est respecté (fig. V-2).

Les cellules a'_2 et c'_2, de M. Blochmann, sont, d'après lui, des *Urvelarzellen*, parce qu'elles prennent part à la formation du voile. L'interprétation de M. Kofoid en ferait *3a* et *3c*, et il serait assez surprenant que des éléments du troisième quartette prissent part à cette formation. D'après M. Conklin, elles deviennent $2a^1$ et $2c^1$; nous verrons les homologues de ces blastomères entrer dans le voile chez plusieurs animaux.

Malheureusement il est un point, accessoire il est vrai, que n'expliquent parfaitement ni l'interprétation de M. Kofoid, ni celle de M. Conklin. Les cellules a'_2 et c'_2 de M. Blochmann renferment des granulations particulières qui les rendent assez facilement reconnais-

sables. M. Blochmann a observé ces mêmes granulations depuis le début de la segmentation et même dans l'œuf encore indivis ; il semblerait donc qu'il ait difficilement pu se tromper dans la filiation de ces éléments. Or, il dit formellement qu'ils appartiennent aux quadrants *B* (qu'il appelle *a*) et *D* (qu'il appelle *c*), tandis que l'interprétation de M. Conklin les fait dériver des quadrants latéraux *A* (= *b*) et *C* = (*d*). M. Conklin ne s'est pas rendu compte de cette difficulté, parce qu'il s'est trompé dans la traduction de la nomenclature de M. Blochmann ; les notations de son diagramme 5*a* (p. 66), sont en effet inexactes, et c'est pourquoi j'ai pensé utile d'exposer à nouveau la question. A tout prendre, il semble résulter de la figure 48 planche VII, de M. Blochmann, que chez la Néritine comme chez les autres Mollusques normaux, la formation du troisième quartette et la première division du deuxième sont dexiotropiques, mais l'histoire des cellules granuleuses serait à reprendre.

M. Wilson (**1892**, p. 391) donne chez *Nereis*, la première division du deuxième quartette comme méridienne, un peu oblique à gauche ; ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, cela tient à ce qu'il n'entend pas ces expressions dans le même sens que nous : ses figures 25, 26, planche XV, montrent que ce clivage est transversal et légèrement dexiotropique pour *2a-2c*, et la figure 21, qu'il en est de même pour *2d* qui est ici sensiblement plus précoce que ses congénères, comme chez la plupart des Annélides et des Lamellibranches.

Cette différence de synchronisme est très marquée chez *Capitella* : la division de *2a-2c* a lieu au stade 66 (Eisig, **1898**, p. 28), on ne dit pas dans quel sens. Celle de *2d* se produit au contraire dès le stade 26 et d'une façon irrégulière, tantôt dexiotropique, tantôt læotropique (p. 13) : il y a là une spécialisation toute particulière.

Partout ailleurs le sens de cette division est normal. M. Metcalf (**1893**, p. 255-256), admet pourtant qu'elle est læotropique, presque transversale ; il suppose que chacune de ses cellules v^1 (notre deuxième quartette), s'est divisée (fig. 14, pl. XV) en v^3 et v^4, mais il avoue n'avoir pas vu cette division, de sorte que rien n'empêche sur

cette même figure, les cellules a^4 de représenter $2a^1$-$2d^1$ et v^3 d'être $2a^2$-$2d^2$, ce qui rétablirait le processus normal ; c'est ce que j'ai admis dans mon tableau, pl. XXI.

Je ne vois aucun avantage à intervertir la notation des deux cellules nées de la division de chaque élément du deuxième quartette, ainsi que le fait M. CARAZZI (**1901**-*a*, p. 84-85) chez l'Aplysie. Le texte et les figures de M. CARAZZI montrent que les fuseaux sont nettement dexiotropiques chez cet animal ; attribuer l'exposant *2* aux cellules les plus élevées est contraire à la nomenclature de M. CONKLIN qu'il emploie.

Stade 32.

Pas plus que les précédents, le stade à trente-deux cellules n'est marqué par une période de repos bien nette. Il est atteint par la division simultanée de toutes les cellules du premier quartette. J'ai toujours vu ces divisions se faire simultanément et je crois inutile d'intercaler, entre 24 et 32, un stade intermédiaire. Les mitoses sont indiquées d'ordinaire dès le stade 20 (fig. 25, pl. XIV), mais je ne les ai jamais vues toutes achevées avant le clivage complet du deuxième quartette.

La première division du premier quartette étant læotropique, on doit s'attendre à ce que la seconde soit dexiotropique ; c'est en effet ce qui a lieu, et les fuseaux sont presque exactement parallèles entre eux dans chaque quadrant et perpendiculaires aux précédents fuseaux (fig. 29, pl. XIV).

La division des cellules $1a^1$-$1d^1$, est fort inégale : les cellules apicales, $1a^{11}$-$1d^{11}$, sont beaucoup plus petites que les périphériques $1a^{12}$-$1d^{12}$. Les premières ont reçu de M. CONKLIN (**1897**, p.83) le nom de *apical cells*, ou « cellules apicales proprement dites », les secondes celui de *basal cells of the cross*, parce qu'elles donnent naissance à la majeure partie d'une croix de cellules ectodermiques très visible chez beaucoup de Mollusques. Ces dernières correspondent aux

intermediate girdle cells (Wilson, **1892**, p. 395) des Annélides, où elles sont beaucoup plus petites que chez les Mollusques.

Lors de ces divisions, il se produit chez le Troque un phénomène tout semblable à celui que j'ai fait remarquer au stade 16 : par suite de la direction dexiotropique des fuseaux, l'extrémité interne de chaque cellule vient chevaucher sur ses voisines, de sorte que le sillon polaire supérieur tourne dans le sens des aiguilles d'une montre et reprend une position analogue à celle qu'il avait au stade 8. Il a alors subi une oscillation complète (fig. 32, pl. XIV); son extrémité antérieure, à 30° à droite de la ligne médiane au stade 8 (fig. 19, pl. XIII), a passé à 45° environ à gauche au stade 16 (fig. 23, pl. XIII) pour revenir à 45° environ à droite au stade 32.

Un mouvement analogue des cellules apicales a lieu chez d'autres types, mais il est d'ordinaire moins visible parce que le sillon polaire est peu net ou n'a pas été figuré. Il est sensible chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, comparez les fig. 21 et 23, pl. II), où la division est égale.

Le même mouvement semble avoir lieu chez l'Aplysie, si l'on compare les figures 3 et 4, page 86 et 87 de M. Carazzi (**1900**-*a*), et il semble bien ressortir de cette dernière figure que la division en question est dexiotropique, bien que l'auteur la dise læotropique (p. 93) ; il prétend aussi que ce clivage est également læotropique chez *Crepidula,* malgré ce que dit M. Conklin, (**1897**, p. 83 et 180), et il renvoie à la figure 22, planche II, du savant américain ; or, cette figure montre les fuseaux nettement dexiotropiques.

Les mouvements sont moins nets chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, fig. 9, pl. XXXI et fig. 14, pl. XXXII), mais le sillon polaire n'est souvent pas figuré. La division y présente la même inégalité que chez le Troque.

Elle est inégale aussi chez le Chiton (Metcalf, **1893**, fig. 13, pl. XV), mais il est impossible d'orienter les figures de l'auteur et les sillons polaires ne sont pas figurés.

Un mouvement de rotation analogue des cellules apicales semble

exister aussi chez la Néritine ; mais ici encore il faut admettre une erreur de la part de M. Blochmann (**1882**), ainsi que l'ont montré MM. Kofoid (**1894**, p. 193) et Conklin (**1897**, p. 92-93). En comparant la figure 50, planche VII, de M. Blochmann à la figure 23, planche II de M. Conklin, on ne peut manquer d'être frappé de leur ressemblance, et pourtant l'origine des cellules serait toute différente. J'ai déjà parlé des *belt cells* ; il s'agit maintenant des cellules a''_2-d''_2 de M. Blochmann (voyez mon diagramme VI-1). Cet auteur les fait dériver du deuxième quartette, mais sans décrire ni figurer aucun

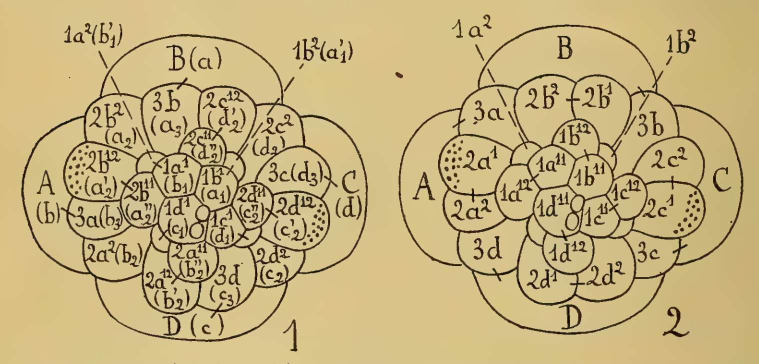


Fig. VI. — Stade 28 de la Néritine (Blochmann, 1882, fig. 50, pl. VII). — 1. Interprétation de M. Blochmann. — 2. Interprétation de M. Conklin.

fuseau et sans dire sur quoi il s'appuie pour admettre cette filiation. M. Conklin et M. Kofoid les font descendre avec beaucoup plus de raison des cellules apicales, par division dexiotropique (diagramme VI-2). Ils se fondent par exemple sur ce fait, que les cellules apicales sont sensiblement plus petites après la formation de ces éléments (fig. 50), qu'elles n'étaient auparavant (fig. 48, voyez mon diagramme V). Aux motifs qu'ils ont donnés, il serait possible d'en ajouter d'autres : ainsi les rapports des cellules (d_1) et (c''_2), figure 50, de M. Blochmann [1], semblent montrer clairement qu'elles viennent de se séparer l'une de l'autre (voyez ma fig. VI) ; et surtout la disposition des fuseaux nécessaire pour amener l'interprétation de M. Blochmann

[1] Les noms de ces éléments ne sont pas marqués sur la figure de M. Blochmann, mais il est facile d'y suppléer.

n'aurait pu que faire tourner les cellules apicales dans le sens læotropique ; or, la comparaison des figures 48 et 50, montre clairement qu'il y a eu rotation de cet ensemble dans le sens dexiotropique (comparez mes diagrammes V et VI). La Néritine rentrerait donc dans la règle commune.

Y a-t-il eu aussi erreur de la part de M. Viguier (**1898**, p. 49 et fig. 17, pl. VIII)?

La division de $1a^1$-$1d^1$ aurait lieu chez *Tethys* læotropiquement, et la rosette centrale subirait un mouvement de rotation en sens inverse

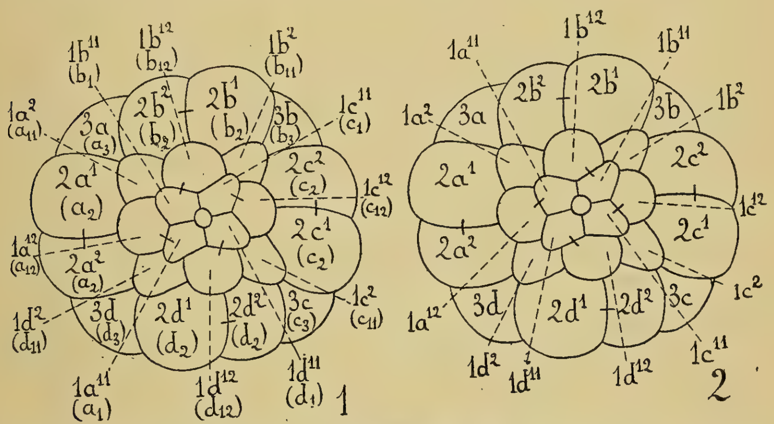


Fig. VII. — Stade 28 de *Tethys*. — (Viguier, 1898, fig. 17, pl. VIII.) — 1. Interprétation de M. Viguier. — 2. Interprétation proposée.

des aiguilles d'une montre. Voyez mon diagramme VII-1. C'est précisément le contraire de ce qui se produit chez le Troque, et cette différence, au milieu de ressemblances très frappantes paraît fort extraordinaire. Bien que le renversement du sens de division dans une série de cellules ne soit pas chose impossible, il faut remarquer que l'animal en question serait le seul exemple d'une pareille inversion à ce stade. Comme M. Viguier ne décrit et ne figure aucun fuseau, il est impossible de trancher la question ; à mon avis cependant on pourrait admettre l'interprétation de ma figure VII-2, qui rétablirait le sens normal de division, et ne serait pas impossible d'après les figures de l'auteur.

M. Eisig (**1898**, p. 14) décrit cette division comme læotropique chez *Capitella* ; c'est une question de nomenclature : elle est dexiotropique d'après sa figure 22, planche II. Même chose chez *Nereis* (Wilson **1892**) où ce clivage est dit oblique à gauche à la page 390 et figuré oblique à droite dans la figure 20, pl. XIV.

Les trochoblastes $1a^2$-$1d^2$ se divisent dans le sens normal chez *Ischnochiton* (Heath **1899**, p. 583). M. Metcalf (**1893**, p. 256 et fig. 14, pl. XV) admet au contraire chez le Chiton, une division læotropique de ces éléments (qu'il appelle a^1) en un a^3 et un a^4 ; mais comme il n'a pas vu les fuseaux, on peut tout aussi bien croire à un clivage transversal, légèrement dexiotropique, de chaque a^1 en un a^3 et un v^4, ce qui rétablirait le processus normal.

Chez *Tethys*, les trochoblastes se divisent radialement et très tardivement, au stade 65, le plus avancé qui ait été étudié entièrement (Viguier **1898**, p. 53, fig. 17 et 22, pl. VIII. Voyez aussi mon diagramme VIII). Ce clivage est encore plus tardif chez *Crepidula* (Conklin **1897**, p. 106-107) ; les antérieurs se divisent presque transversalement quand il y a plus de cent cellules à l'embryon (fig. 50, pl, V), les postérieurs n'ont même pas été vus à l'état de mitose.

En général chez beaucoup de Gastéropodes ces trochoblastes sont d'une petitesse remarquable et se divisent tardivement : c'est le cas de *Neritina* Blochmann (**1882**), fig. 45 à 56, pl. VII et VIII). *Umbrella* (Heymons **1893**. p. 258 et fig. 19, pl. XV), *Urosalpinx, Fulgur* (Conklin, **1897**, p. 107), *Aplysia* (Carazzi **1900**-*a*, fig. 2, p. 85), etc. Ils sont grands au contraire et se divisent plus tôt chez la Limace (Kofoid **1895**, p. 55, Meisenheimer **1896**, p. 429) et le Planorbe (Holmes **1900**, p. 388); et M. Holmes pense que cette division précoce est en rapport avec la taille de ces cellules, celle-ci dépendant de la dimension générale des éléments du premier quartette, laquelle tiendrait à la faible quantité de vitellus contenue dans l'œuf. Chez les Annélides, la division des trochoblastes est régulière.

Stade 36.

La division des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ porte à trente-six le nombre des cellules de l'embryon. Les fuseaux semblent disposés presque suivant un même parallèle (fig. 32, pl. XIV[1]), et il faut regarder avec attention pour s'apercevoir qu'ils sont en réalité læotropiques, mais leur perpendicularité à ceux qui viennent, au stade précédent, de donner naissance à ces mêmes cellules, frappe au premier abord. Lorsque la division est achevée (fig. 34, pl. XIV), l'ensemble des dérivés du premier quartette forme une plaque quadrangulaire assez régulière, dont les angles sont occupés par les cellules $1a^{22}$-$1d^{22}$, nées des trochoblastes; deux des côtés de cette plaque sont presque parallèles au futur plan sagittal, et sa surface s'aplatit sensiblement, accentuant ainsi la forme générale déjà surbaissée de l'embryon.

Je n'ai jamais trouvé ce stade en complet état de repos, et toujours des fuseaux apparaissent dans les cellules du deuxième quartette avant son complet achèvement, sinon même dès le stade précédent, comme dans mes figures 32 et 33, planche XIV. C'est pour la commodité de la description que je sépare ce stade du suivant.

La division que nous étudions est intéressante en raison des différences qu'elle présente dans le groupe des Mollusques et des Annélides. Elle est ici læotropique, conformément à la loi d'alternance; il en est de même chez l'Ombrelle (HEYMONS **1893**, fig. 20, pl. XV), *Ischnochiton* (HEATH **1899**, p. 583) et chez les Annélides (WILSON **1892**, diagr. II, p. 396; MEAD (**1897**), figure 18, planche XI; CHILD (**1900**), p. 611; TREADWELL (**1901**), p. 409-410). Chez *Capitella,* il en est aussi de même, d'après les figures 29 et 32, pl. II de M. EISIG (**1898**), sauf que $1b^{12}$ et $1c^{12}$ se divisent plus tard que les deux autres cellules[2].

Au contraire cette division est radiale, légèrement dexiotropique, c'est-à-dire inversée, chez *Crepidula* (CONKLIN **1897**, p. 85) et chez

[1] Cette figure montre déjà la division de $1c^{12}$ presque achevée.
[2] Dans la figure 29 de M. EISIG, la cellule d^{122} (notre $1d^{122}$), est notée par erreur d^{121}.

Neritina (Blochmann **1882**, fig. 53, pl. VII), en admettant les corrections de M. Conklin. Elle paraît franchement radiale chez *Chiton* (Metcalf **1893**, p. 256-257 et fig. 19-20, pl. XVI; *A* se divisant en a^5 et *A*); même chose chez *Tethys* (Viguier **1898**, fig. 22, pl. VIII). C'est, chez ces animaux, la première infraction nette à la loi d'alternance et à la loi de perpendicularité. Il résulte de cette inversion que chez *Crepidula*, par exemple, la cellule $1a^{121}$ est placée plus près du pôle et un peu à droite de $1a^{122}$, tandis que chez le Troque toutes deux sont juxtaposées, $1a^{121}$ étant à gauche. Par suite l'apparence du pôle apical de ces deux animaux devient assez différente ; il commence à s'indiquer chez *Crepidula* une formation radiaire particulière connue sous le nom de « Croix » ; les cellules $1a^{121}$-$1d^{121}$ correspondent aux *basal cells of the cross* de M. Conklin (**1897**, p. 85), $1a^{122}$-$1d^{122}$ aux *middle cells*. Chez le Troque, bien que toutes les cellules homologues existent, cette formation n'a pas la netteté qu'elle présente dans les types où la division en question est inversée. Cette remarque vient tout à fait à l'appui de l'idée de M. Conklin (p. 95), que l'apparition de la croix est liée au sens de cette division.

Stade 44.

La division de toutes les cellules du deuxième quartette, déjà indiquée dès le stade précédent, nous conduit à quarante-quatre cellules; en même temps des fuseaux apparaissent dans le troisième. Tous les éléments du deuxième quartette se divisent en même temps, dans le sens régulièrement læotropique, les deux fuseaux du même quadrant étant dans des plans parallèles et perpendiculaires au fuseau précédent (fig. 33, pl. XIV).

Cette orientation des fuseaux détermine une rotation de la plaque quadrangulaire supérieure : elle tourne tout d'une pièce de 30° environ, en sens inverse des aiguilles d'une montre, de telle façon que la diagonale allant de $1d^{22}$ à $1b^{22}$, qui était précédemment à 45° environ du plan sagittal (fig. 34 pl. XIV), arrive à ne plus faire avec

ce plan qu'un angle de 10 à 15° (fig. 35, pl. XIV). Naturellement le sillon polaire placé entre les cellules apicales, se rapproche d'autant du plan antéro-postérieur ; il recommence en effet une nouvelle oscillation analogue à la première.

La division des deux cellules de chaque quadrant est inégale. Les cellules $2a^1$-$2d^1$, les plus volumineuses, se partagent en un élément inférieur un peu plus gros et un supérieur plus petit ; celui-ci vient se placer en face du milieu légèrement concave des côtés de la plaque supérieure. La division des cellules $2a^2$-$2d^2$ est bien plus inégale encore (fig. 36, pl. XIV) ; les cellules filles inférieures, beaucoup plus petites que les supérieures, restent longtemps indivises et constituent des points de repère commodes pour l'identification des éléments pendant les stades suivants. Je les ai distinguées dans mes figures en teintant leur noyau. Les éléments les plus volumineux du deuxième quartette, $2a^{12}$-$2d^{12}$ et $2a^{21}$-$2d^{21}$, se trouvent placés, après la division que nous étudions, à peu près à l'équateur de l'embryon ; il en résulte que les cellules plus petites, situées les unes au-dessus, les autres au-dessous de l'équateur, se trouvent plus rapprochées de l'axe. Par suite, les fuseaux qui leur ont donné naissance avaient les uns (dans $2a^1$-$2d^1$), l'extrémité supérieure, les autres (dans $2a^2$-$2d^2$), l'extrémité inférieure plus rapprochée de l'axe des pôles (fig. 32, 34, pl. XIV). Mais ils ne laissent pas pour cela d'être situés dans des plans parallèles (fig. 33, pl. XIV).

Les cellules $2a^{11}$-$2d^{11}$ correspondent aux *tip cells of the cross* de *Crepidula*. M. Conklin (**1897**, p. 83) leur a donné ce nom parce qu'il les considère comme les cellules terminales des bras de la croix qui entoure le pôle apical. La division en question présente chez *Crepidula* les mêmes caractères que chez le Troque, mais ils sont moins accentués : la différence de taille est moins grande entre $2a^{21}$-$2d^{21}$ et $2a^{22}$-$2d^{22}$. Pour la Néritine, M. Conklin (**1897**, p. 97) a donné une interprétation des figures 51 et 53, pl. VII, de M. Bloch-mann (**1882**), qui permet d'identifier les divisions de cet animal à celles de *Crepidula*. Comme je n'ai rien à ajouter à cette très ingénieuse

discussion, dont j'accepte entièrement les conclusions, je me borne à y renvoyer. Je ferai remarquer toutefois que la ressemblanee devient alors encore plus complète entre le Troque et la Néritine, qu'entre *Crepidula* et ces deux êtres. Ainsi les cellules $2a^{11}$-$2d^{11}$ sont sensiblement plus petites que $2a^{12}$-$2d^{12}$; et les cellules $2a^{22}$-$2d^{22}$ remarquables par leur petitesse [1].

M. Viguier (**1898**) ne décrit pas de division du deuxième quartette chez *Tethys*, mais je crois qu'il est possible d'interpréter ses figures tout autrement qu'il ne l'a fait. Il admet l'existence d'un qua-

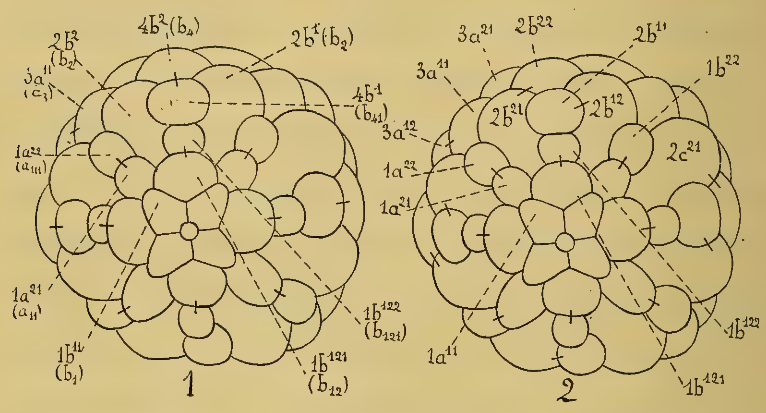


Fig. VIII. — Stade 65 de *Tethys*. — (Viguier, 1898, fig. 22, pl. VIII.) — 1. Interprétation de M. Viguier. — 2. Interprétation proposée.

trième quartette ectodermique, dont toutefois (p. 50) il n'a pas observé les fuseaux (Voyez mon diagramme VIII-1). M. Carazzi, (**1900**-*a*, p. 94) pense que, dans les fig. 20-22, pl. VIII, de M. Viguier, les cellules a_4-d_4, que M. Viguier considère comme une quatrième génération d'ectomères, sont des produits de division du deuxième quartette. Je suis tout à fait de cet avis, et je suis persuadé que ces éléments représentent nos $2a^{22}$-$2d^{22}$. M. Viguier admet (p. 53) une division radiale de ses a_4-d_4, pour donner ses a_{41}-d_{41} ; or ces dernières cellules me paraissent incontestablement

(1) Le diagramme 12-*a* (p. 97) de M. Conklin, renferme des erreurs de notation ; il y faut remplacer les indications $2a^{21}$ et $2a^{12}$ par $2b^{21}$ et $2b^{12}$, $2b^{21}$ par $2c^{21}$, $2d^{12}$ par $2a^{12}$.

correspondre aux *tip cells* de M. CONKLIN, à en juger par la figure 22, planche VIII, de M. VIGUIER, et il paraît bien probable qu'elles naissent de la même manière que partout. M. VIGUIER n'est du reste pas plus affirmatif sur l'origine de ces dernières cellules que sur celle de son prétendu quatrième quartette de micromères : « La diminution très sensible (?) de volume (dit-il, p. 53), éprouvée par les a_4, b_4... semble prouver qu'elles se sont divisées ; et s'il en est ainsi, les cellules produites ne peuvent être que a_{41}, b_{41}, etc., dont, autrement, je ne comprendrais pas l'origine. » Pour moi, je remplacerais sur la figure 22 de M. VIGUIER les indications a_4-d_4 par $2a^{22}$-$2d^{22}$, et a_{41}-d_{41} par $2a^{11}2d^{11}$ (Voyez mon diagramme VIII-2). Alors la ressemblance serait complète entre *Tethys* et *Crepidula*, par exemple.

Chez *Umbrella* (HEYMONS, **1893**, p, 254) la similitude est parfaite sauf des détails infimes.

Chez l'Aplysie aussi (CARAZZI, **1900**-*a*, p. 85), la division en question paraît toute semblable : les *tip cells*, que M. CARAZZI appelle $2a^{21}$-$2d^{21}$ (puisqu'il a inversé les notations de $2a^1$-$2d^1$ avec $2a^2$-$2d^2$, voyez ma pl. XXXIII), naissent læotropiquement et n'ont de remarquable que leur petitesse ; les cellules $2a^2$-$2d^2$ se diviseraient, dit l'auteur, radialement ; il semble bien, d'après sa figure 3, page 86, qu'il y ait une légère indication de sens læotropique, au moins pour les quadrants *A* et *B*.

Jusqu'ici chez le Troque, rien ne distingue les dérivés de $2d$ des autres éléments du deuxième quartette. L'histoire de cette cellule est nettement différente, au contraire, chez d'autres animaux, surtout les Lamellibranches et les Annélides. Les divisions, dans le quadrant postérieur, y sont plus précoces et souvent irrégulières. Ainsi, chez *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**, p. 11-12), on ne connaît que les divisions du quadrant *D* et celle de $2c^2$, tant les autres sont tardives. On ne dit pas le sens de cette dernière mitose (p. 14), qui semblerait dexiotropique d'après la figure 32 et læotropique d'après la figure 33, planche III. Chez *Unio* (LILLIE, **1895**), $2d^1$ se divise la première au stade 22 (p. 19), puis $2d^2$ au stade 32 (p. 21), puis les autres au

stade 38 (p. 22) ; il faut excepter cependant $2a^2$ qui a ici une destinée très spéciale et se divise avant ses congénères au stade 32 (p. 21). Chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 392) la division de $2d^1$ ($= X$) se fait au stade 38; celle de $2a^1$-$2c^1$ a lieu au stade 58 (p. 416); la figure 36, planche XVI, montre qu'elle est légèrement læotropique presque transversale. Le clivage des cellules $2a^2$-$2c^2$ que M. Wilson appelle *stomatoblasts* (p. 405), se fait plus tard presque radialement (p. 416) et il en est de même de $2d^2$ ($= x^1$). Chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, p. 236) $2d^1$ et $2d^2$ sont parmi les premières à se diviser; $2a^1$-$2c^1$ (que M. Mead appelle p. 234, *secondary trochoblasts*) les suivent de bien près. Toutes ces divisions sont læotropiques (p. 235). Dans le cas de l'*Arénicole* (Child, **1900**, p. 621) $2d^1$ et $2d^2$ se divisent læotropiquement d'une façon normale ; $2d^{22}$ qui est remarquable par sa petitesse, a reçu le nom de *anal cell*. Les autres clivages se font plus tard et sont normaux (p. 629). Chez *Capitella* (Eisig, **1898**, p. 14 et 15), ces divisions ne sont connues que dans le quadrant postérieur où elles ont lieu aux stades 26 et 29, celle de $2d^1$ étant transversale, celle de $2d^2$ radiale. Chez tous ces animaux la spécialisation des dérivés de $2d$, que nous verrons se produire plus tard chez le Troque, se montre à une période plus précoce. Chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 410), c'est précisément avec l'une de ces divisions que commence la distinction entre les quadrants; la cellule $2d^{22}$ est beaucoup plus petite que ses congénères; c'est la première irrégularité de la segmentation.

Stade 48.

Ce stade se confond à peu près avec le précédent et annonce déjà le suivant. A partir de cette période, j'ai dû me limiter presque exclusivement à l'étude des reconstructions.

La division égale du troisième quartette par voie læotropique est maintenant un fait accompli (fig. 40, pl. XV). Les fuseaux (fig. 36 et 37, pl. XIV et XV) en étaient perpendiculaires à ceux qui ont produit ce troisième quartette et ils ont achevé le léger mouvement de rota-

tion, en sens inverse des aiguilles d'une montre, de tout l'ensemble du premier et du second quartette.

Des fuseaux se voient à ce stade dans les cellules apicales, sauf pourtant dans $1b^{11}$, qui est encore au stade spirem dans la reconstruction représentée par ma figure 38, planche XV ; mais ce retard est purement accidentel et ne persiste pas. L'apparition de ces fuseaux suffit déjà à accentuer la déviation en sens læotropique du sillon polaire supérieur. Trois fuseaux læotropiques se montrent aussi au pôle végétatif dans les macromères *3A*, *3B* et *3C*, tandis que *3D* est encore à l'état complet de repos (fig. 40, pl. XV.)

Cette division, chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 122-123), s'annonce dès le stade 29, mais elle se produit lentement et progressivement, *3d* se divisant la première, puis *3c*, *3b*, enfin *3a*; la division, qui est radiale, légèrement læotropique pour les trois dernières cellules, est tout à fait radiale ou même dexiotropique dans le quadrant postérieur : ce serait même là (p. 180) la première division bilatérale, Je dois remarquer à ce propos que j'ai observé dans une reconstruction de ce stade, chez le Troque, une succession toute semblable dans le clivage du troisième quartette ; celui de *3d* était entièrement achevé, *3c* était aussi divisé, mais présentait encore des restes du fuseau, *3a* et *3b* contenaient des fuseaux en plein développement. La similitude est remarquable ; mais je n'oserais affirmer que cette succession est constante. La division se fait toujours læotropiquement, pour *3d* comme pour les autres.

Si l'on admet les corrections de M. Conklin (**1897**, p. 125), on retrouve ces divisions dans les observations de M. Blochmann sur la Néritine (**1882**. p. 158 et fig. 52, pl. VII, division de b_2 en b_2 et b_2^{IV}, etc.). La division se ferait radialement et le produit inférieur serait le plus petit.

Le sens radial de ce clivage se retrouve chez *Aplysia* (Carazzi, **1900**-*a*, p. 85), *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 14, pl. XXXVII), *Chiton* (Metcalf, **1893**, p. 261 et fig. 22-23, pl. XVI, division des cellules V en V et v^7), et chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 416), où

cependant il pourrait être légèrement læotropique, tout au moins pour *3d* ($= d^3$) d'après la figure 53. Chez l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 253), il est aussi radial, mais légèrement læotropique. Le sens radial de la division en question parait être amené, au moins chez *Crepidula*, *Aplysia* et *Umbrella*, par la grande taille des macromères, entre lesquels le troisième quartette doit se placer. *Capitella* est un exemple de spécialisation toute particulière : d'après M. Eisig (**1898**, p. 27), la division des deux cellules postérieures *3c* et *3d* précède celle des antérieures et est presque transversale. D'après la figure 34, planche II, on croirait que le clivage est dexiotropique pour *3c* et læotropique pour *3d*, de sorte que il serait bilatéralement symétrique. Le sens de la division des deux cellules antérieures n'est pas indiqué. Il est vraisemblable que les particularités du clivage des cellules *3c* et *3d* sont en rapport avec leur destinée future, qui est de produire du mésoderme.

Stade 55.

A ce stade, la division des cellules les plus voisines du pôle animal est achevée ; elle est presque égale et nettement læotropique, conformément à la règle. Par suite de cette division, le mouvement de rotation du sillon polaire, déjà annoncé au stade précédent, s'est complété : ce sillon est maintenant oblique d'avant en arrière et de gauche à droite, et fait avec le plan sagittal un angle de 25° à 30° environ (fig. 41, pl. XV) ; il a donc repris à peu près la situation qu'il avait au stade 16 (fig. 23, pl. XIII).

Les quatre cellules, $1a^{111}$-$1d^{111}$, les plus voisines du pôle, correspondent à celles que M. Wilson (**1892**, p. 392) a appelées *apical rosettes*, c'est-à-dire « cellules apicales proprement dites » ; les quatre autres, $1a^{112}$-$1d^{112}$, sont les *peripheral rosettes* de M. Conklin (**1897**, p. 86).

Cette divison se produit absolument de la même manière chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, fig. 46, pl. IV), *Nereis* (Wilson, **1892**, fig. 27, 28, 29, pl. XV) *Amphitrite* (Mead, **1897**, fig. 17, 18,

pl. XI), etc. Les cellules *1a*^{111}-*1d*^{111} sont plus petites que leurs cellules sœurs chez *Capitella* (Eisig, **1898**, fig. 29, pl. II) et *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 11, 12, pl. XXXVI). Chez *Discocœlis*, à en juger par la figure 20, planche XXXIV de M. Lang (**1884**), cette division serait dexiotropique, ce qui est bien extraordinaire. Elle est normale au contraire chez *Chiton*, où on la reconnaît dans le clivage des cellules a^2 en a^7 et a^6 de M. Metcalf (**1893**, fig. 21 et 24, pl. XVI) ; il se produit même un déplacement du sillon polaire analogue à celui du Troque.

On a déjà vu apparaître des fuseaux læotropiques au pôle inférieur dans les macromères *3A, 3B, 3C* ; ces divisions sont maintenant achevées et constituent le début du quatrième quartette de micromères (fig. 43, pl. XV). Il est assez singulier que le macromère *3D* soit en retard d'une façon constante chez le Troque, et cette particularité est tout à fait isolée dans le groupe des Mollusques et des Vers. Chez *Limax* (Meisenheimer, **1896**, p. 433), *Chiton* (Metcalf, **1893**, fig. 17 et 18, pl. XV, division des cellules v^2 en v^5 et v^6), *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 13, pl. XXXVII), etc., le quatrième quartette apparaît tout entier à la fois. Le plus souvent, c'est au contraire *3D* qui se divise la première ; il en est ainsi chez *Neritina* (Blochmann, **1882**, fig. 52, pl. VII), *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 75), *Aplysia* (Carazzi, **1900-*a***, p. 86), *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 51), *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 586), *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 392 et **1898**, p. 8, note), *Amphitrite* et *Clymenella* (Mead, **1897**, p. 235), *Unio* (Lillie, **1895**, p. 20), où la division de *3D* est seule connue, probablement *Fulgur* (Mc. Murrich, **1886**, p. 413 et fig. 8, pl. XXIV, d'après l'interprétation de M. Conklin (**1897**, p. 76, 77), etc.

Le sens de cette division est partout læotropique, toujours avec l'exception des Mollusques inversés.

Ce clivage est très inégal chez le Troque, et les cellules supérieures sont de beaucoup les plus volumineuses (fig. 50, pl. XVI); les autres constituent de petits éléments aplatis à leur surface extérieure, mais prolongés vers le haut en pointes qui pénètrent dans

l'intérieur de l'embryon (fig. IX). Par suite de la formation læotropique de ces petites cellules inférieures, celles-ci subissent par rapport aux plus grosses un mouvement de rotation en sens inverse des aiguilles d'une montre, si on les regarde par le pôle végétatif. Les grosses cellules étant considérées comme fixes, gardent les mêmes rapports que précédemment, c'est-à-dire que l'antérieure touche toujours la postérieure suivant un plan transversal au futur plan sagittal (fig. 43, pl. XV).

Étant donnée la différence de taille qui existe entre ces éléments, on pourrait être tenté de considérer les grosses cellules supérieures comme représentant les macromères, mais en réalité ce sont les petites cellules du pôle végétatif qui représentent le quartette basal et qu'il faut leur identifier; je ne suis pas du tout de l'avis de M. Viguier (**1898**, p. 51), qui ne voit aucun avantage à considérer les grosses cellules comme produites par les petites, c'est-à-dire à regarder les grosses comme le quatrième quartette. La notation que j'adopte me paraît indispensable pour pouvoir comparer la segmentation du Troque à celle des animaux où les macromères restent les plus volumineux.

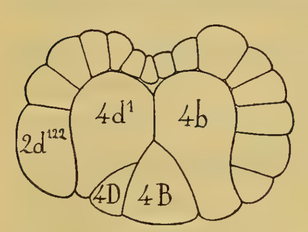


Fig. IX. — Troque. Coupe sagittale du stade 89.

Une pareille inversion dans la taille des produits de cette division se retrouve chez *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 51), et chez *Neritina*, d'après les figures 54 et 55, planche VII, de M. Blochmann (**1882**). Cet auteur conclut de la disposition des noyaux dans ces dessins que les éléments qu'il note en_b et en_d [1] dérivent des grosses cellules *b* et *d* (= *3A* et *3C* de notre nomenclature), et il ne sait d'où faire provenir sa cellule en_x. M. Conklin, (**1897**, p. 76 et 161) identifie en_b, en_d et en_x à *4a, 4b* et *4c*. C'est tout autrement que j'interprète les dessins de M. Blochmann; je crois que ces éléments douteux représentent les macromères : en_b notre *4A*, en_d notre *4B*, et en_x notre

[1] Ce dernier est désigné par erreur en_g dans la figure 54 de M. Blochmann.

4C. Ils se sont séparés par division læotropique des grosses cellules *b*, *a* et *d*, qui deviennent respectivement nos *4a*, *4b* et *4c* (Diagramme X). La disposition des noyaux permet tout aussi bien cette interprétation et alors la ressemblance devient complète avec le Troque, sauf pourtant un léger déplacement, peut-être accidentel, de l'ensemble du quartette basal. Ce déplacement ne persiste pas, du reste, et la figure 64, planche VIII, montre ces éléments dans leurs rapports normaux, avec un commencement d'invagination sur lequel j'aurai à revenir. Il ne faut pas oublier que chez la Néritine la division de *3D* précède celle des autres macromères, et que par suite sur les figures 54, 55 et 56 de M. Blochmann, la grosse cellule *c* représente notre macromère *4D*.

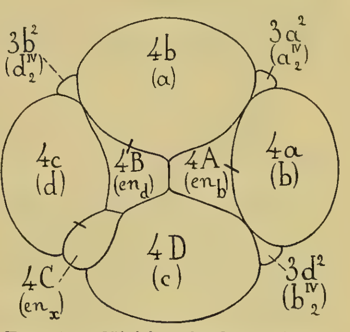


Fig. X. — Néritine. Stade 49. (Blochmann, **1882**, fig. 55, pl. VII). Interprétation proposée. Les notations de l'auteur sont entre parenthèses.

Chez l'Aplysie (Carazzi, **1900**-*a*, p. 86), sans doute par suite de l'inégalité qui existe dès l'abord entre les macromères, les cellules *4a* et *4b* sont beaucoup plus volumineuses que *4A* et *4B*, tandis que *3C* se divise presque également en *4c* et *4C*.

Les macromères sont beaucoup plus petits que le quatrième quartette chez *Discocœlis* (Lang, **1884**, p. 335 et fig. 17, pl. XXXV) : les cellules *auen*, *buen*, *cuen*, *duen*, de M. Lang représentant nos macromères. Voyez mon tableau pl. XLII.

Le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 393), présente quelque chose d'analogue ; je regarde les cellules J_4, J_5, J_9 et J_{10} de M. Rabl (**1879**, fig. 13 et 14, pl. XXXII), comme représentant les macromères. (Voyez ma pl. XXVIII.).

Dans le cas de l'Ombrelle (Heymons, **1893**, fig. 16, pl. XV), la différence de taille est faible entre le quatrième quartette et les macromères ; tous ces éléments sont très volumineux ; ce sont pour-

tant les macromères qui sont les plus petits. Au contraire, chez *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, fig. 39, pl. IV), et *Amphitrite* (Mead, **1897**, fig. 25, 26, pl. XI), le quatrième quartette est un peu plus petit que les macromères, mais ceux-ci sont eux-mêmes de taille réduite.

Stade 63.

Ce stade est d'ordinaire annoncé dès le précédent par des fuseaux dans les trochoblastes $1a^{21}$-$1d^{21}$ et $1a^{22}$-$1d^{22}$ (fig. 41 et 42, pl. XV). Ces fuseaux sont læotropiques selon la règle d'alternance et perpendiculaires aux précédents : il n'y a pas encore eu d'exception à ces deux lois. Cette deuxième division des trochoblastes produit dans chaque quadrant un ensemble de quatre petites cellules disposées en croisette très caractéristique et assez aisée à reconnaître (fig. 44, 45 et suiv., pl. XV), c'est un point de repère précieux pour l'interprétation des stades suivants, car ces éléments ne se divisent plus par la suite. J'ai teinté leurs noyaux dans mes figures pour les rendre bien visibles.

Le clivage que nous étudions se rencontre assez exceptionnellement chez les Mollusques, et M. Holmes (**1900**, p. 389) a même fait remarquer que chez aucun Gastéropode vrai on n'avait observé plus d'une division des trochoblastes. Je ne vois guère en effet que *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, p. 12 et fig. 28, pl. III, division de a_{111}-d_{111} et de a_{112}-d_{112}) et *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 589), chez lesquels ce clivage soit connu parmi les Mollusques. Il est habituel au contraire chez les Annélides. Les figures données par M. Mead (**1897**), chez *Amphitrite* (fig. 27, pl. XI, ap^1-ap^4 et dp^1-dp^4), *Clymenella* (fig. 69 et 70, 80 et 81, pl. XV et XVI, ap^1-ap^4, bp^1-bp^4, etc.), *Lepidonotus* (fig. 97, pl. XVII, cp^1-cp^4, bp^1-bp^4), *Chætopterus* (fig. 127, 128, 129, 132, pl. XIX), celles de M. Child (**1900**. fig. 26 et 28, pl. XXI), chez *Arenicola*, et de M. Treadwell (**1901**, fig. 15, pl. XXXVII, 25, 26, 30, etc., pl. XXXVIII), chez *Podarke*, sont d'une similitude parfaite avec ce que j'ai observé

chez le Troque; cet animal se rapprocherait donc plus, sous ce rapport, des Annélides que des autres Gastéropodes. Comme particularité difficile à expliquer on peut citer le fait que chez *Capitella* (Eisig, **1898**, p. 26), $1c^{21}$ ne se divise que très rarement, de sorte qu'il n'y a que quinze trochoblastes au lieu de seize. Enfin chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 396), les divisions de $1a^{21}$-$1d^{21}$ (= a^{112}-d^{112} de M. Wilson), sont presque radiales, très légèrement læotropiques (*Ibid.* diagr. II-*A*,), de sorte que les cellules $1a^{211}$-$1d^{211}$ sont rejetées vers le haut, hors de l'anneau formé par les autres trochoblastes ; les cellules $1a^{22}$-$1d^{22}$ au contraire se divisent presque transversalement, de manière à prendre part à la constitution de cet anneau [1].

Stade 64.

Une division nouvelle, déjà annoncée au stade précédent par un fuseau læotropique (fig. 43, pl. XV), complète le quatrième quartette et est d'une importance capitale, car c'est d'elle que va naître la cellule mère du mésoderme. Elle sépare l'un de l'autre (fig. 50, pl. XVI et diagramme IX p. 358), un très petit élément inférieur, qu'il faut pourtant considérer comme le macromère *4D*, et un volumineux blastomère *4d*, qui est en ce moment le plus gros de l'embryon. Cet élément est constitué par la majeure partie de la grande cellule qui, depuis le stade 20 (fig. IV-2, p. 338), occupe le centre de l'ensemble et vient presque au contact des cellules apicales. Il a dès ce moment une tendance manifeste à être recouvert par les cellules voisines : *4D* en cache la partie la plus rapprochée du pôle végétatif et ses parties latérales disparaissent sous les bords des cellules *4A*, *4B*, *4C*, $3c^2$, $2d^{22}$, $2d^{122}$, $3d^1$, $3d^2$ et *4a* (fig. 49, pl. XVI). Par suite de cet enfoncement, le petit macromère *4D* est aussi entraîné légèrement au-dessous de la surface générale extérieure ; ainsi s'accentue une

[1] $1a^{211}$ est désignée par M. Wilson sous la notation a^{1121} dans son tableau, p. 382 et a^{1122} dans son schéma, p. 397 ; $1b^{211}$ est appelée b^{1122} dans le tableau et le schéma ; $1c^{211}$ est c^{1121} dans la figure 36 et c^{1122} dans le tableau et le schéma ; $1d^{211}$ est notée d^{1122} dans le tableau et le schéma.

sorte d'excavation dirigée en bas et en arrière et déjà vaguement indiquée depuis le stade 20 (fig. 27, pl. XIV).

Le mouvement de rotation des macromères par rapport aux grosses cellules du quatrième quartette s'achève avec l'isolement de la cellule *4D*. Le sillon polaire inférieur, situé entre *4D* et *4B*, est alors oblique au plan sagittal de gauche à droite et d'avant en arrière pour l'observateur placé dans l'axe; vu par le pôle végétatif, il paraît au contraire dirigé d'avant en arrière et de droite à gauche (fig. 54, pl. XVI).

Je ne crois pas que l'ensemble de ces caractères de la cellule *4d* soit réuni chez un autre animal. Celui qui se rapproche le plus du Troque à cet égard est peut-être *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 51 et fig. 20, 21, pl. VIII). On y retrouve la division læotropique, la différence de taille entre *4d* et *4D*, la rotation du sillon polaire inférieur; mais outre que la division de *3D* précède celle des autres macromères, les quatre cellules du quatrième quartette semblent encore placées exactement au même niveau, et l'on ne voit pas que *4d* s'élève plus haut que ses congénères dans l'axe de l'embryon. Cette différence toutefois n'est que transitoire, car nous allons voir (fig. 50, pl. XVI), les quatre cellules *4a-4d* se replacer sur le même plan chez le Troque et arriver toutes au contact des cellules apicales, comme cela a lieu dès l'abord chez *Tethys*.

Chez la Néritine (Blochmann **1882**, p. 158 et fig. 52, pl. VII), la situation de la cellule *4d* (*=M*) dans l'intérieur de l'embryon et en contact avec les cellules apicales est tout à fait semblable à celle des deux types précédents; mais ici le macromère *4D* est beaucoup plus gros que *4d*, et de plus la division paraît radiale, plutôt que læotropique.

Dans le cas de l'Ombrelle (Heymons **1893**, p. 253 et fig. 8, pl. XIV), *4d* est plus grosse que *4D*, elle est formée læotropiquement et sa pointe supérieure semble placée au centre de l'embryon; mais la plus grande partie de la cellule *4d* apparaît à l'extérieur et elle est beaucoup plus petite que les macromères voisins *3A*, *3B* et *3C*.

Chez *Ischnochiton* (Heath **1899**, p. 586 et fig. 22, 24, pl. XXXII) les conditions sont à peu près les mêmes; *4d* est plus grosse que *4D* et se prolonge en une longue pointe à l'intérieur de l'embryon, mais une grande partie de la cellule est externe; sa formation est d'ordinaire læotropique, mais parfois aussi radiale.

L'*Aplysie*, d'après M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 85) paraît, dans des conditions très semblables; *4d* est plus volumineuse que *4D*, mais comme le macromère *D* était, dès sa formation, le plus petit des quatre macromères, sa taille absolue est bien peu considérable; elle touche cependant le premier quartette et est en partie interne dès le début. M. Carazzi décrit sa formation comme dexiotropique; la fig. 2, p. 85, la ferait croire plutôt radiale.

Le *Planorbe* (Holmes, **1900**, p. 391 et fig, 10, 11, pl. XVII) présente aussi une cellule *4d* plus grosse que le macromère *4D* et en partie repoussée dès le début dans la cavité de segmentation.

Chez la Limace (Meisenheimer, **1896**, p. 435, fig. 29, pl. XXI) la formation de *4d* est tout à fait superficielle, mais elle s'enfonce dans l'embryon aussitôt après.

4d se forme et reste un certain temps à la surface chez *Unio* (Lillie **1895**, p. 20, fig. 39, pl. III).

Enfin chez *Chiton* (Metcalf, **1893**, p. 256 et fig. 17, 18, pl. XV), les quatre macromères *3A-3D*, qui sont beaucoup plus petits que le troisième quartette, se divisent à peu près également et simultanément dans le sens normal.

Parmi le Vers, *4d* est plus gros que *4D* chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, p. 235 et fig. 19, 20, 21, pl. XI) et *Clymenella* (ibid., p. 263 et fig. 78, pl. XVI), *Arenicola* (Child, **1900**, p. 608 et fig. 29, pl. XXII), *Discocœlis* (Lang, **1884**, fig. 16, 17, pl. XXXV, *a* et *auen*).

Dans d'autres cas, la cellule *4d* est au contraire plus petite que *4D* et superficielle : le fait est très net chez *Crepidula* (Conklin **1897**, p. 67 et fig. 21, 24, pl. II). Même chose a lieu chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 392 et fig. 33, pl. XV), *Capitella* (Eisig, **1898**, fig 27,

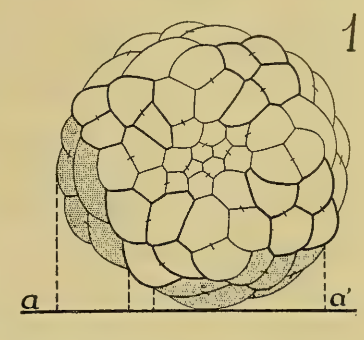
pl. II) *Lepidonotus* (Mead, **1897**, p. 267 et fig. 94, 95, pl. XVII) et *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 408 et fig. 13, 24, pl. XXXVII); chez ces deux derniers types $4d$ ne se distingue en rien des autres cellules du même quartette.

Stade 72.

Les divisions qui produisent se stade intéressent les cellules les plus volumineuses du deuxième quartette : $2a^{12}$-$2d^{12}$ et $2a^{21}$-$2d^{21}$. Dans la première de ces séries les fuseaux sont dexiotropiques, en conformité avec la loi d'alternance, mais il n'en est pas de même dans l'autre : les fuseaux y sont læotropiques comme ceux qui ont donné naissance aux petites cellules $2a^{22}$-$2d^{22}$ [1]. C'est là la première violation de la loi d'alternance que nous rencontrions chez le Troque ; avec un peu d'attention on s'aperçoit que les nouveaux fuseaux sont néanmoins perpendiculaires aux précédents : j'ai fait remarquer en effet que lors de la formation des petites cellules $2a^{22}$-$2d^{22}$ au stade 44, les fuseaux avaient leur extrémité inférieure bien plus voisine de l'axe que la supérieure (fig. 32, 34, pl. XIV. Les nouveaux fuseaux ont une disposition précisément inverse : c'est leur extrémité supérieure qui est la plus rapprochée de l'axe (fig. 44, pl. XV). Sans vouloir prétendre que la perpendicularité soit rigoureuse, car il n'y a rien d'absolu dans de pareilles lois, je crois que l'on peut admettre qu'elle existe encore ici malgré les apparences ; ainsi la loi de perpendicularité des fuseaux successifs rendrait mieux compte des phénomènes que la loi de l'alternance dans le sens des divisions. J'ai cherché à rendre visibles ces dispositions dans la figure XI-2, où j'ai représenté les fuseaux successifs par de simples lignes. On y verra que, à partir du fuseau né de $2d$ (qui s'étendait de $2d^1$ à $2d^2$), toutes les divisions se sont faites rectangulairement. Mais on remarquera que, dans ce quadrant *D*, le fuseau qui a produit $2d^{211}$ et $2d^{212}$ ne semble pas perpendiculaire au fuseau précédent qui a donné $2d^{21}$ et $2d^{22}$. La

[1] Des fuseaux læotropiques se voient dans les cellules $2b^{21}$, $2c^{21}$ et $2d^{21}$. chez l'embryon représenté fig. 44, pl. XV. Tous les fuseaux se voient dans la reconstruction du stade 64, (fig. 45, pl. XV) qui a malheureusement subi une déformation assez forte.

projection sur le même plan des fuseaux homologues et semblablement placés du quadrant *A* montrera que c'est une simple apparence ; le fuseau qui a donné $2a^{211}$ et $2a^{212}$ est nettement perpendiculaire à celui qui a produit $2a^{21}$ et $2a^{22}$.



Tous ces clivages sont à peu près égaux, sans une bien grande régularité cependant ; quelquefois la cellule supérieure l'emporte légèrement sur l'inférieure dans une division tandis que c'est l'inverse dans d'autres. Il est pourtant une division que j'ai toujours trouvée

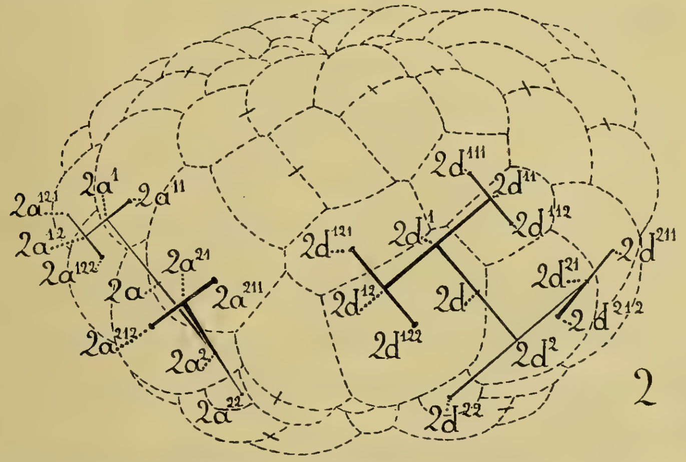


Fig. XI. — Schéma des divisions du deuxième quartette dans les quadrants *A* et *D*. au stade 82.

1. — Vue du stade 81 par le pôle animal ; *aa*' est la trace du plan vertical, sur lequel sont projetés les fuseaux dans le n° 2.

2. — Stade 81, vu du côté postérieur. Projection sur le plan *aa*' des fuseaux sucessifs du deuxième quartette dans les quadrants *A* et *D*. Les lignes pleines indiquent les projections des axes des fuseaux successifs depuis l'apparition du deuxième quartette ; les notations marquent les noyaux qui en ont résulté. Les fuseaux étant semblablement placés par rapport à l'axe, ce procédé revient à projeter, les fuseaux du même quadrant sur deux plans verticaux perpendiculaires entre eux.

inégale : c'est celle de la cellule $2d^{12}$, et le fait est intéressant car c'est là la première fois que nous remarquions, dans le deuxième quartette, une différence appréciable entre le quadrant *D* et les trois

autres. On sait qu'une semblable différence existe chez les autres Mollusques et chez les Annélides et qu'elle s'indique d'ordinaire d'une façon beaucoup plus précoce. Chez le Troque, elle est tardive au contraire et bien minime encore à ce stade : elle se borne à une simple différence de taille; $2d^{122}$ est sensiblement plus grosse que $2d^{121}$ et que ses congénères $2a^{122}$, $2b^{122}$ et $2c^{122}$ (fig. 48, pl. XV et 52, pl. XVI).

En comparant ces phénomènes avec ceux qu'offrent d'autres types, on remarquera une grande ressemblance entre notre animal et *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 115) ; lorsqu'il y a chez ce Mollusque deux cellules du deuxième quartette dans chaque quadrant, ce sont les mêmes éléments qui entrent en division simultanément et également. Une différence cependant : M. Conklin dit que, dans chaque quadrant, la division est légèrement læotropique dans la cellule de droite ($2a^{12}$-$2d^{12}$) et dexiotropique dans celle de gauche ($2a^{21}$-$2d^{21}$) ; les fuseaux semblent bien ainsi orientés lors de leur apparition (voyez la fig, 35, pl. III, quadrant *C*, de M. Conklin) ; mais après la division achevée il semble résulter de la position des noyaux (fig. 36, pl. III, notamment dans les quadrants *B* et *C*, fig. 38, pl. IV, quadrant *B*) que, dans certains cas tout au moins, les divisions se font dans le même sens que chez le Troque ; et pour le quadrant postérieur *D* où ces divisions sont plus tardives, il est incontestable, d'après les fig. 38 et 39, pl. IV, que la division de $2d^{12}$ est dexiotropique et celle de $2^{21}d$ læotropique. S'il en est ainsi, il y a chez *Crepidula* la même infraction à la règle que chez notre animal, tandis que d'après l'interprétation de M. Conklin, l'irrégularité se trouverait dans les cellules de droite, $2a^{12}$-$2d^{12}$. On remarquera qu'ici la différenciation du quadrant *D* se produit au même stade que chez le Troque, mais par un léger retard dans les divisions et non par une différence de taille.

Pour la Néritine, M. Conklin (**1897**, p. 118) retrouve dans la fig. 56, pl. VIII, de M. Blochmann (**1882**) ces mêmes divisions que l'auteur allemand ne décrit pas ; le diagramme 12-*b*, p. 97, de M. Con-

KLIN, représente l'interprétation proposée de la figure en question; on y retrouve la division égale, dexiotropique des cellules $2a^{12}$-$2d^{12}$, læotropique des celllules $2a^{21}$-$2d^{21}$, tout comme chez le Troque.

Chez l'*Aplysie* d'après M. CARAZZI (**1900**-*a*, p. 87), ces deux divisions sont radiales. A en juger par la figure 3, page 86, de l'auteur, on croirait cependant que la division de $2c^{12}$ en $2c^{121}$ et $2c^{122}$ (qu'il appelle $2c^{221}$ et $2c^{222}$) est plutôt dexiotropique comme chez le Troque.

Même chose chez l'*Ombrelle* (HEYMONS, **1893**, p. 257) où l'on croirait voir la division de $2a^{12}$-$2d^{12}$ légèrement dexiotropique dans les figures 14 et 17, pl. XV.

Chez *Unio* (LILLIE, **1895**, p. 21-22), on ne connaît que la division de $2a^{21}$ ($= Y$), spéciale en raison de sa destinée, qui est de donner du mésoderme larvaire, et un fuseau dexiotropique dans $2c^{12}$ ($= c^{212}$, fig. 47, pl. IV). Chez *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**, fig, 33, pl. III), on n'a décrit que la division de $2d^{21}$ ($= x^{11}$) qui est dexiotropique selon la règle et à l'inverse du Troque.

Enfin *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, p. 605, 606, 610), présente des différences un peu plus considérables; l'ordre des divisions est renversé : $2a^{11}$-$2d^{11}$ et $2a^{22}$-$2d^{22}$ se divisent d'abord, ce qui peut tenir à la grande taille des dernières cellules et à la spécialisation des premières, puisque trois d'entre elles ($2a^{11}$-$2c^{11}$) deviendront des trochoblastes secondaires. Quand aux autres éléments ils se divisent comme chez le Troque ; $2a^{21}$-$2d^{21}$ læotropiquement, $2a^{12}$-$2c^{12}$, dexiotropiquement; la division de $2d^{12}$ n'a pas été vue.

Parmi les Annélides, *Podarke* (TREADWELL. **1901**, p. 419 et 421, fig. 31, pl. XXXVIII et 37, pl. XXXIX) présente une grande ressemblance avec le Troque, si ce n'est que toutes les cellules du deuxième quartette se divisent presque en même temps; comme chez notre animal, le clivage de $2a^{12}$-$2d^{12}$ est dexiotropique et celui de $2a^{21}$-$2d^{21}$, læotropique. Chez l'Arénicole (CHILD, **1900**, p. 629, fig. 38 et 48, pl. XXII) $2a^{12}$-$2d^{12}$ se divisent dexiotropiquement selon la règle, $2d^{21}$ lætropiquement comme chez le Troque; les autres divisions ne sont pas connues. Il en est exactement de même chez *Amphitrite* (MEAD,

1897, p. 240-241). Chez *Capitella* on ne connaît (Eisig, **1898**, p. 30) que la division de $2d^{12}$ ($=x^2$) dont le sens n'est pas indiqué. Les divisions successives de $2d$ n'ont peut-être pas été toutes exactement suivies chez cet animal, car M. Eisig signale à ce moment la présence fréquente dans ses préparations de petites cellules dont l'origine lui est demeurée inconnue. Chez tous ces Annélides, les divisions sont plus précoces dans le quadrant postérieur *D*.

D'une façon générale, on ne peut méconnaître une grande ressemblance entre tous les types que nous venons d'étudier.

Stade 81.

Nous venons de voir une cellule dérivée de $2d$, se distinguer par sa taille de ses congénères des autres quadrants. C'est maintenant par l'époque de sa division qu'un autre descendant du même élément va se différencier : $2d^{11}$ prend une avance assez considérable sur ses congénères ; elle se divise, du reste, également et dexiotropiquement d'une façon tout à fait régulière (fig. 48, pl. XV), et il semble que le fuseau a dû être perpendiculaire à celui qui a produit cette cellule $2d^{11}$. Je n'ai pas vu ce fuseau, et c'est le premier, depuis le début de la segmentation, dont je n'ai pas constaté l'existence. Je crois pourtant pouvoir affirmer la filiation des éléments à ce stade, parce que je connais de façon certaine l'origine de toutes les autres cellules de l'embryon.

Cette division se retrouve assez semblable chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 85, fig. 42, 44, 46, pl. IV) ; elle y est pourtant presque radiale et se divise bien peu de temps avant ses congénères. M. Conklin (p. 118 et diagramme 12-*b*, p. 97) pense que les deux cellules terminales du bras postérieur de la croix de la Néritine (Blochmann, **1882**, fig. 56, pl. VIII) représentent les produits de la division de $2d^{11}$; d'après cela, ce clivage serait entièrement radial et en avance sur ses congénères. M. Heymons (**1893**, p. 259) ne dit pas en quel sens se fait cette division, qu'il a vue chez l'Ombrelle. Parmi les Lamellibranches, *Unio* (Lillie, **1895**, p. 20 et fig. 31, pl. III) et *Dreis-*

sensia (Meisenheimer, **1901**, p. 12) ont une division de $2d^{11}$ ($= X$) encore plus précoce et les clivages correspondants dans les autres quadrants sont inconnus; elle est régulièrement dexiotropique et isole vers le haut une petite cellule $2d^{111}$ ($= x^3$). *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 610 et fig. 26, pl. XXXIII) présente des caractères assez semblables à ceux du Troque : division dexiotropique et égale, avance très faible ou nulle sur les clivages similaires.

Parmi les Annélides, *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 31, pl. XXXVIII) ressemble beaucoup à l'animal précédent. Chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 621, fig. 36, 37, 38, pl. XXII), la division en question est dexiotropique ou radiale et le produit supérieur est le plus petit. Elle est tout à fait radiale et inégale de la même manière chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 394), où ses congénères ne sont pas connues. Elle est dexiotropique chez *Capitella* (Eisig, **1898**, fig. 29, pl. II) et se produit dès le stade 29; les autres sont inconnues.

Les autres divisions qui amènent le stade que je décris ont lieu dans le premier quartette: elles intéressent les cellules $1a^{121}$-$1d^{121}$ et $1a^{122}$-$1d^{122}$, qui se divisent simultanément d'une façon dexiotropique, mais avec une obliquité peu prononcée, de sorte que les fuseaux semblent presque radiaux (fig. 46, pl. XV). Cela n'a rien qui doive étonner puisque la division des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ s'était produite par des fuseaux presque transversaux, légèrement læotropiques. La loi de perpendicularité est donc exactement observée.

La division des cellules $1a^{122}$-$1d^{122}$ est à peu près égale; au contraire, celle des autres éléments isole vers le pôle apical, des blastomères assez petits, $1a^{1211}$-$1d^{1211}$, qui viennent se placer entre les $1a^{112}$-$1d^{112}$, (fig. 47, pl. XV, et 51, pl. XVI).

J'ai déja fait remarquer que depuis longtemps la face supérieure de l'embryon tendait à s'aplatir et que l'ensemble du premier quartette prenait l'aspect d'une plaque. Dès le stade 64, on peut voir le centre de cette plaque commencer à s'infléchir vers l'intérieur. Au point du développement où nous sommes arrivés (fig. 47, 48, pl. XV), cette

invagination, quoique peu profonde, est parfaitement visible. Elle a lieu exactement au pôle animal et intéresse les cellules apicales $1a^{111}$-$1d^{111}$ et à un moindre degré les $1a^{112}$-$1d^{112}$. Les éléments nouvellement formés $1a^{1211}$-$1d^{1211}$ font nettement saillie au dessus des précédents et constituent les bords de l'invagination que viennent compléter les trochoblastes $1a^{211}$-$1d^{211}$ et les cellules $1a^{1221}$-$1d^{1221}$. Il est à peine utile de dire que la régularité de cette disposition n'est pas absolue et que certaines cellules, qui d'ordinaire constituent les bords de l'invagination, peuvent y être dans certains cas plus ou moins entrainées.

Par suite de cet enfoncement, les cellules apicales sont fortement comprimées et souvent moins régulièrement disposées. Il semble que l'invagination ait une tendance à s'allonger dans la direction antéro-postérieure; c'est peut-être à ce mouvement de compression latérale qu'est due la transposition des cellules apicales qui s'observe dans l'embryon représenté fig. 47, pl. XV; le sillon polaire semble y avoir subi un déplacement dexiotropique. Mais il s'agit là d'une anomalie accidentelle, ainsi que me l'a montré la comparaison d'autres individus. Ce n'est du reste pas la seule irrégularité que présente l'embryon que je décris : la croisette de quatre cellules issue du trochoblaste $1a^2$ y est imparfaite, et au pôle végétatif (fig. 49, pl. XVI) une transposition s'observe que je n'ai rencontrée que cette seule fois à ce moment; *4A* et *4C* se touchent, rejetant *4B* loin de *4D* avec laquelle elle est d'ordinaire en contact. Je ne pense pas qu'il faille accorder une bien grande importance à cette disposition qui est, je le répète, purement accidentelle.

Remarquons dans la cellule *4d* (fig. 49 et 50, pl. XVI), qui a toujours tendance à s'invaginer davantage, la présence d'un fuseau presque transversal. Il y a aussi des fuseaux dans $3a^2$, $3c^2$ et $3d^2$.

L'enfoncement du pôle animal semble retentir sur l'intérieur de l'embryon : il tend à repousser la cellule centrale *4d*, qui a seule été jusqu'ici en contact avec les apicales, pour la ramener au niveau de ses congénères; de fait, à partir de ce moment, l'extrémité supérieure

des quatre cellules du quatrième quartette se trouve ramenée au même niveau; cependant *4a* a toujours tendance à s'élever moins haut vers le pôle animal et peut-être est-elle un peu moins volumineuse (fig. 50, pl. XV).

Nous avons vu les cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ subir une division inversée chez *Crepidula* pour donner naissance à la « croix » si visible chez cet animal. Par suite, les divisions suivantes se trouvent aussi renversées: le clivage de ces cellules était légèrement dexiotropique, mais presque radial ; la nouvelle division est exactement perpendiculaire à la précédente, c'est-à-dire transversale et légèrement læotropique dans les trois quadrants antérieurs; elle n'a pas été vue dans le quadrant *D*. Il résulte de ces divisions un clivage longitudinal des trois bras antérieurs de la croix (Conklin, **1897**, p. 85-86). Chez *Ischnochiton*, M. Heath (**1899**, p. 585) décrit la division des $1a^{121}$-$1d^{121}$ comme parfaitement radiale; peut-être serait-elle légèrement dexiotropique au moins pour les quadrants *A* et *B*, à en juger par les fig. 17 et 23, pl. XXXII; celle des $1a^{122}$-$1d^{122}$ est nettement dexiotropique (p. 586). Toutes ces divisions sont dexiotropiques chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 17 et 18, pl. XXXVII), chez *Arenicola* (Child, **1900**, p. 611) et chez *Amphitrite* (Mead **1897**, p. 238, fig. 30 et 35, pl. XIV). Chez *Capitella* (Eisig, **1898**, p. 29) ces divisions sont irrégulières : celles du quadrant *D* sont bien plus précoces, comme d'ailleurs chez *Amphitrite*; dès le stade 74, d'après M. Eisig, $1d^{12}$ est divisée en cinq cellules, tandis que les clivages n'ont pas commencé dans les autres quadrants. Aucun détail n'est donné sur ces divisions; d'après la fig. 36, pl. II, $1d^{121}$ semble s'être divisée radialement, peut-être de façon légèrement dexiotropique (cellules d^{1211} et d^{1212} de la figure), et $1d^{122}$ dexiotropiquement (d^{1221} et d^{1222}, celle-ci subdivisée læotropiquement en d^{12221} et d^{12222}); tout serait donc normal et analogue au Troque. Dans le tableau de la p. 86-87 de l'auteur, je trouve encore une division de $1b^{121}$ au stade 66, dont je ne vois pas qu'il soit question dans le texte; la liste des cellules du stade 80 (p. 33), n'indique pas cette division. M. Heymons (**1893**, p. 259), ne fait que

signaler sans donner aucun détail la division de $1a^{121}$-$1d^{121}$ chez l'Ombrelle.

Stade 89

L'aspect extérieur de l'embryon ou stade où nous arrivons n'a guère changé ; l'invagination du pôle animal est un peu plus profonde, et les cellules apicales sont souvent moins régulièrement disposées : dans l'exemple figuré (fig. 51, pl. XVI) $1c^{111}$ est un peu plus superficielle que ses congénères ; mais le fait n'est nullement général et nous verrons que l'arrangement régulier peut se maintenir encore plus tard.

Ce stade est produit par la division simultanée des cellules inférieures du troisième quartette, $3a^2$-$3d^2$, à laquelle s'ajoutent celles de $3c^1$, $2b^{11}$, $2d^{212}$, et celle de la grosse cellule *4d*, dont nous avons vu le fuseau au stade précédent. Etudions d'abord les divisions du troisième quartette.

Celle de $3a^2$-$3d^2$ est dexiotropique selon la règle, mais d'une façon peu accentuée au moins pour $3b^2$ et $3c^2$, où elle est presque transversale (fig. 54, pl. XVI). Je n'ai pas vu le fuseau correspondant à la division de $3b^2$ et je ne puis juger que d'après les rapports des cellules filles ; il ne saurait y avoir de doute cependant sur leur filiation puisque je suis certain de celle de toutes les cellules voisines et que j'ai vu les fuseaux de toutes les divisions similaires. Le clivage est égal dans tous les quadrants.

Je suis convaincu aussi de la division égale par voie nettement dexiotropique de la cellule $3c^1$ qui se trouve ainsi en avance sur ses congénères ; mais $3d^1$ la suit de près, car on y remarque à ce stade un fuseau dexiotropique (fig. 52, 54, pl. XVI). Ainsi les quadrants postérieurs prennent une légère avance sur les antérieurs.

A l'inverse de ce qui se passe chez le Troque, ce sont habituellement les cellules supérieures du troisième quartette qui se divisent les premières ; par contre, les cellules postérieures sont le plus souvent, en avance sur les antérieures. Chez *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 52 et

fig. 23, pl. VIII), la division est pourtant simultanée pour tous les éléments du troisième quartette ; elle est presque entièrement transversale. Chez *Crepidula* (CONKLIN, **1897**, p. 123) ce sont les cellules supérieures qui se divisent les premières, d'abord les postérieures, puis les antérieures; ces clivages sont presque transversaux, légèrement dexiotropiques, à l'exception de celui de $3d^1$ (fig. 36, pl. III) qui est symétrique de celui de $3c^1$. La division des cellules inférieures des quadrants postérieurs est aussi bilatérale ; dans les quadrants antérieurs, elle est légèrement læotropique, ce qui est une inversion.

D'après M. CONKLIN (Ibid. p. 125), on pourrait retrouver chez la Néritine quelque chose d'analogue, avec une tendance encore plus marquée à la bilatéralité, en interprétant la figure 56, planche VIII de M. BLOCHMANN (**1882**. Voyez le diagramme 12-*b*, p. 97, de M. CONKLIN). $3a^1$-$3d^1$ (que le diagramme en question appelle à tort $3a^2$-$3d^2$), se diviseraient en produisant dans chaque quadrant une petite cellule vers la ligne médiane. Les divisions inférieures sont inconnues.

Chez l'Ombrelle (HEYMONS, **1893**, p. 255, 258, fig. 17 et 19, pl. XV), $3c^1$ et $3d^1$ se divisent les premières transversalement, puis les autres cellules supérieures d'une façon légèrement læotropique, ce qui est une inversion, enfin $3a^2$ et $3b^2$, toujours transversalement; on ne connaît pas les autres divisions.

Dans le cas de l'Aplysie (CARAZZI, **1900**-*a*, p. 87), les cellules supérieures se divisent les premières transversalement, plus tard $3b^2$ fait de même, et on ne connaît pas le sort des autres.

Chez *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, p. 586, 612, fig. 35, pl. XXXIII), toutes ces cellules se divisent transversalement, d'abord les supérieures postérieures, puis les antérieures, ensuite les inférieures postérieures et enfin les antérieures. M. METCALF a vu chez le Chiton (**1893**, p. 261-262, fig. 26, 28, pl. XVI), les cellules supérieures, qu'il appelle *V-V*, se diviser transversalement en cellules égales v^8-v^8 et v^9-v^9, et la division d'ailleurs toute semblable des cellules inférieures

v^7-v^7 se faire plus tard, quand le blastopore est déjà très sensiblement réduit. Il est extrêmement vraisemblable que ces différences dans l'époque des clivages sont en rapport avec la précocité plus ou moins grande de la constitution des lèvres du blastopore, à laquelle prennent part les éléments du troisième quartette.

Le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 408, 410), toutefois, est un exemple d'adaptation particulière : dans les quadrants postérieurs, ce sont les cellules supérieures qui se divisent les premières, comme chez la plupart des exemples précédents ; dans les quadrants antérieurs, ce sont au contraire les inférieures comme chez le Troque, probablement en raison de l'importance de leur destinée future, qui est de donner du mésoderme.

Parmi les Annélides, on observe des faits analogues : chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 632), les cellules postérieures se divisent les premières d'une façon légèrement dexiotropique, presque transversale ; puis toutes les autres transversalement. Chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 425-426), ce sont les cellules inférieures qui entrent en mitose les premières comme chez le Troque, probablement parce que trois d'entre elles, tout au moins, donneront naissance à du mésoblaste larvaire ; elles se divisent symétriquement et presque transversalement ; les supérieures se divisent transversalement un peu plus tard. Enfin chez *Capitella* les cellules $3c^1$-$3d^1$ qui sont, pour M. Eisig (**1898**, p. 37), des initiales de mésoblaste, sont les premières à se diviser. La destinée future des produits semble, comme on le voit, influer beaucoup sur les divisions.

Le stade précédent ne nous avait pas montré de fuseau dans les cellules $2b^{11}$ et $2d^{212}$ (fig. 51, 52, 53, pl. XVI), mais chez l'embryon qui a servi à la reconstitution que je décris, les restes des fuseaux étaient nettement visibles entre les noyaux des cellules filles de ces deux éléments.

La première de ces divisions est presque transversale plutôt que dexiotropique comme elle devrait l'être ; il faut remarquer que $2b^{11}$, qui correspond à l'*anterior tip-cell* de M. Conklin, est située

presque dans le plan sagittal futur, et son clivage semble avoir une tendance à se disposer bilatéralement; cependant il y a parfois des variations dans le sens de cette division, tout comme chez *Crepidula* (CONKLIN, **1897**, p. 86). Cette division est régulière au contraire chez *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, p. 606), et chez le Planorbe (HOLMES, **1900**, fig. 31, pl. XIX). M. HEYMONS (**1893**, p. 259) la mentionne sans la figurer chez l'Ombrelle; elle est inconnue chez les autres Mollusques. Elle est dexiotropique selon la règle chez *Amphitrite* (MEAD, **1897**, p. 240), et *Podarke* (TREADWELL, **1901**, p. 419), presque transversale chez *Arenicola* (CHILD, **1900**, p. 629).

Quant à la division de $2d^{212}$, elle est dexiotropique selon la règle et un peu inégale, la cellule inférieure étant un peu plus volumineuse que la supérieure. Cet élément est donc en avance sur ses congénères, et c'est une nouvelle marque de différenciation du quadrant *D;* mais cette avance est bien faible : on observe en effet à ce stade des fuseaux dexiotropiques dans toutes les cellules dérivées de $2a^{21}$-$2d^{21}$, sauf dans $2a^{212}$ qui dans l'exemple présent se trouve exceptionnellement en retard. Il y a aussi des fuseaux læotropiques dans tous les descendants de $2a^{12}$, $2b^{12}$ et $2c^{12}$. Tout ceci est parfaitement normal; $2d^{121}$ ne montre pas encore de fuseau, et $2d^{122}$ en présente un à peu près radial, incliné dexiotropiquement plutôt que læotropiquement comme le voudrait la règle (fig. 52, pl. XVI), et c'est la première exception à la loi de perpendicularité que nous rencontrions. Il y aussi des fuseaux dans $2a^{11}$ et $2c^{11}$; le premier est dexiotropique, le second radial, un peu læotropique ce qui constitue une deuxième exception (fig. 53, pl. XVI) mais pour celui-ci on peut entrevoir une raison à son inversion : il est symétrique de celui de $2a^{11}$.

En raison de la spécialisation qui se remarque chez la plupart des animaux dans le mode de division des descendants de $2d$, il n'est pas d'un grand intérêt de comparer tous ces clivages qui ont assez peu de ressemblances entre eux. Voici cependant un résumé des caractères de la division en question dans tous les cas où elle est

connue. Elle est transversale chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 622), l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 259), *Crepidula* (Conklin. **1897**, p. 116), transversale, légèrement dexiotropique chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, fig. 41, pl. XIII), radiale chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 610), radiale et légèrement læotropique chez *Podarke* (Treadwell **1901**, fig. 31, pl. XXXVIII), où la division précédente était déjà inversée, presque radiale aussi chez le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 405).

Il nous reste à parler de la division de la grosse cellule interne *4d*. On serait tenté de croire au premier abord que cette division est exactement bilatérale; le plan de division se confond avec le plan sagittal, et les deux cellules filles paraissent sensiblement égales. Cependant l'élément de droite (par rapport à l'observateur placé dans l'axe) a son noyau placé nettement plus haut vers le pôle animal que la cellule de gauche (fig. 55, pl. XVI), et le fuseau qui leur a donné naissance (fig. 50, pl. XVI), était incliné de la même manière. Cela montre avec évidence que la division a été légèrement dexiotropique; et cela est tout à fait régulier, puisque *4d* a été formée par division læotropique.

Les produits de la division en question sont à peine visibles de l'extérieur; $4d^2$ surtout est presque entièrement cachée par les macromères *4C* et *4D* (fig. 54, pl. XVI); le processus d'invagination, qui a depuis longtemps commencé à se produire au pôle végétatif, continue en effet lentement son action, en même temps que la région voisine de ce pôle s'aplatit légèrement.

Ces mêmes caractères : division dexiotropique d'apparence presque bilatérale, cellules filles à peine visibles de l'extérieur, se retrouvent trait pour trait chez *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 53, fig.23 pl.VIII). La division serait entièrement bilatérale chez l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 254), l'Aplysie (Carazzi, **1900**-*a*, p. 86), le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 392, et Rabl, **1879**, p. 569), la Physe (Wierzejski, **1897**, p. 389), *Limax agrestis* (Kofoid, **1895**, p. 75), *Ilyanassa* (Crampton, **1896**, p. 5), *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 625). Chez *Chiton* il

paraît bien en être de même : l'une des cellules marquées « ? » dans la figure 26, planche XVI de M. METCALF (**1893**), celle qui est divisée bilatéralement dans la figure suivante, est sans aucun doute *4d*, comme le pense aussi M. HEATH (**1899**, p. 622). C'est bien certainement aussi cette division bilatérale qui est décrite et représentée par FOL chez *Pterotrachœa* (**1876**, p. 116 et fig. 8, pl. IV). Il est très vraisemblable que cette division de *4d* est celle dont parle M. GUIART (**1901**, p. 164-165), chez *Philine*; sa figure 102, page 164, ressemble tellement à la figure 3, page 86 de M. CARAZZI (**1900**-*a*), chez l'Aplysie, et à la figure 12, planche XIV, de M. HEYMONS (**1893**), chez l'Ombrelle, où la cellule *4d* vient de se diviser, que je ne doute point que les cellules *M-M* de M. GUIART ne soient mes $4d^1$-$4d^2$, et non le macromère *D* divisé en deux comme paraît le croire l'auteur. Peut-être la figure 101, même page, de M. GUIART, qui semble indiquer une division læotropique incomplète dans le macromère *D*, représente-t-elle la formation normale de cette cellule *4d*, que je ne vois pas décrite dans le texte.

Dans d'autres cas, la division en question ne se produit que lorsque la cellule *4d* a entièrement disparu dans l'intérieur de l'embryon : cela a lieu par exemple chez *Limax maximus* (MEISENHEIMER **1896**, p. 451) et surtout chez la Néritine (BLOCHMANN **1882**, p. 158 et fig. 54, pl. VII, m_1-m_2). Bien que beaucoup plus voisine zoologiquement du Troque que tous les types précédents, la Néritine en diffère bien davantage sous ce rapport ; mais les dissemblances paraissent dues surtout à la différence de taille des éléments. La cellule *4d*, énorme chez le Troque, est beaucoup plus petite chez la Néritine et se trouve dès le début profondément enfoncée dans l'intérieur de l'embryon et entièrement invisible de l'extérieur. C'est là, dans la profondeur de l'embryon, qu'elle se divise d'une façon tout à fait bilatérale, semble-t-il, en deux moitiés égales.

Chez d'autres Mollusques, au contraire, cette division se produit alors que *4d* est encore entièrement superficielle : cela arrive chez *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**, p. 15), *Unio* (LILLIE **1895**, p. 23),

Crepidula (Conklin, **1897**, p. 68, fig. 25-27, pl. III); chez ce dernier animal, la division est légèrement dexiotropique, comme chez le Troque.

Parmi les Vers, la division correspondante est bilatérale et se fait lorsque *4d* est déjà en partie enfoncée dans l'embryon chez *Nereis*, (Wilson **1892**, p. 411), *Arenicola* (Child, **1900**, p. 636). La cellule est encore presque entièrement superficielle chez *Aricia* (Wilson **1898**, fig. 2-*A*), *Amphitrite* et *Clymenella* (Mead, **1897**, p. 246-247 et 264), *Capitella* (Eisig, **1898**, p. 16), et chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 429 et fig. 27, pl. XXXVIII) où cette dernière figure la montre légèrement dexiotropique.

Enfin la division bilatérale de la cellule a en a_1 et a_2, que décrit et figure M. Lang (**1884**, p. 338 et fig. 17, pl. XXXV) représente aussi le clivage en question chez *Discocœlis*.

Cette division plus ou moins précoce, plus ou moins complètement bilatérale est donc, comme on le voit, très générale dans le groupe des Mollusques et des Vers.

Stade 97.

L'embryon immédiatement plus âgé que le précédent dont j'ai effectué la reconstruction, m'a montré quatre-vingt-dix-sept cellules : je le décrirai pour plus de clarté, bien que cela ne soit pas indispensable, car l'achèvement des clivages commencés au stade précédent conduirait directement à cent-cinq cellules ; mais il est prudent d'étudier un grand nombre de stades pour ne pas s'égarer dans l'identification de cellules trop nombreuses produites à la fois.

L'animal a toujours la même apparence générale (fig. 56-57, pl. XVI) ; la cavité apicale a atteint son maximum de développement; les cellules de la rosette apicale y sont petites et régulièrement disposées, ce qui montre que les irrégularités des embryons précédents n'étaient pas générales ; on remarquera que le sillon polaire supérieur est toujours dirigé comme au stade 55 (fig. 41, pl. XV).

La division de $3d^1$, déjà indiquée par un fuseau au stade pré-

cédent, est achevée; j'en ai rappelé les homologues chez d'autres types.

La cellule $2a^{11}$, où l'embryon précédent nous avait montré un fuseau, est en retard chez celui-ci; la division n'est pas faite, et le noyau est encore au repos.

$2c^{11}$ s'est divisée d'une façon presque radiale, légèrement læotropique, comme le fuseau l'indiquait déjà. Cette inversion est l'indice d'une tendance à la symétrie bilatérale comme nous l'avons déjà vu. Un phénomène tout semblable s'observe chez *Crepidula* (CONKLIN, **1897**, p. 86 et 115, fig. 44, pl. IV), où les divisions de $2a^{11}$ et $2c^{11}$ sont aussi symétriques par rapport au plan sagittal. Chez tous les autres animaux où elle a été vue, la division de $2c^{11}$ est au contraire conforme à la règle d'alternance et dexiotropique. On la connaît chez *Ischnochiton* (HEATH **1899**, p. 606), *Amphitrite* (MEAD **1897**, p. 240), *Podarke* (TREADWELL, **1901**, p. 419 et tableau p. 438-439), *Arenicola* (CHILD, **1900**, p. 629), et chez *Umbrella* (HEYMONS, **1893**, p. 259) ; où cependant le sens de la division n'a pas été indiqué.

Parmi les autres clivages annoncés dans le deuxième quartette, celui de $2a^{211}$-$2d^{211}$ est achevé ou presque achevé dans le sens dexiotropique comme la règle l'exige. Il en est de même de la division de $2d^{211}$ seule connue de son groupe chez *Arenicola* (CHILD, **1900**, fig. 60, pl. XXIII) où elle est pourtant presque transversale; toute la série $2a^{211}$-$2d^{211}$ est entièrement transversale chez l'Ombrelle (HEYMONS, **1893**, p. 259) et chez *Crepidula* (CONKLIN **1897**, p. 116). Peut-être pourrait-on chez ce dernier animal trouver une trace d'obliquité dexiotropique pour $2a^{211}$ et $2d^{211}$ dans la fig. 46, et pour $2b^{211}$ dans la figure 47, planche IV, de M. CONKLIN. Chez *Podarke* M. TREADWELL (**1901**), indique la division de $2d^{211}$ ($=X_{111}$) comme dexiotropique dans son tableau, p. 438-439, et comme læotropique dans ses figures 39 et 40, planche XXXIX. Toute la série est renversée chez le Planorbe (HOLMES **1900**, p. 405) et la division de $2d^{211}$ et aussi inversée chez *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, p. 610).

La division de *2b*^{122} est presque achevée : elle est læotropique selon l'indication donnée par son fuseau, dont on constate encore la trace dans cet embryon ; ici encore la règle est observée. Elle l'est de même chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 116) et, semble-t-il, chez *Umbrella* (Heymons **1893**, p. 259 et fig. 20, pl. XV), où toutefois ce clivage est plutôt transversal.

Reste enfin la division de *2d*^{122} qui s'est faite dexiotropiquement, contrairement à la loi d'alternance. Nous avons vu que, dès les stades précédents, les dérivés de *2d* avaient une tendance à se distinguer de leurs congénères ; il s'agit ici de quelque chose d'analogue, dont la raison est difficile à découvrir. Mais il est intéressant de noter que chez les Annélides, cette même inversion s'observe d'ordinaire ; elle existe chez *Amphitrite* (Mead **1897**, fig. 41, pl. XIII, x^{22}), *Arenicola* (Child, **1900**, fig. 40, 45, pl. XXII), *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 40, pl. XXXIX, X_{22}). Le sens de ce clivage est normal au contraire chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 116) ; il est transversal chez l'Ombrelle (Heymons, **1893**, fig. 20, pl. XV). Le Troque se rapprocherait donc plus sous ce rapport des Annélides que des autres Mollusques.

Ce stade nous montre les mêmes fuseaux que précédemment dans tous les cas où la division n'est pas achevée ; il manque pourtant celui de *2a*^{11} et il s'ajoute un fuseau læotropique dans *2d*^{121} et d'autres dans *1a*^{112} et *1b*^{112}, ceux-ci presque radiaux, mais légèrement læotropiques, ce qui est encore contraire à la règle d'alternance.

Stade 108.

Ce stade n'est que la continuation des précédents. On y trouve achevées un certain nombre de divisions déjà annoncées. Ce sont (fig. 58, 59, 60, pl. XVI) : celle de *2a*^{11}, dexiotropique selon la règle, et symétrique de celle de *2c*^{11} : il en a déjà été question ; elle est dexiotropique partout ; celles de la série *2a*^{121}-*2d*^{121}, læotropiques ; celles de *2a*^{212}, *2b*^{212}, *2c*^{212}, dexiotropiques ; celles de *2a*^{122}, *2c*^{122}, læotropiques ;

tout cela est régulier. Il y a de plus dans le quadrant *D* une cellule que je crois être dérivée de $2d^{111}$ par division læotropique. Je dois avouer cependant que, tandis que je n'avais aucun doute pour les trois cellules dont j'ai jusqu'ici interprété la filiation sans avoir vu les fuseaux correspondants, je suis moins certain de l'origine de celle-ci, qui pourrait provenir aussi, bien qu'avec moins de vraisemblance, d'une division dexiotropique de $2d^{112}$, ce qui serait contraire aux règles. Il y a à ce moment onze cellules du deuxième quartette dans chaque quadrant, sauf dans le quadrant *D* qui en contient douze.

Si l'on compare ces onze cellules du Troque à celles de *Crepidula* dont M. Conklin (**1897**) résume l'histoire dans son tableau page 117, on ne peut manquer d'être frappé de la ressemblance que présentent ces deux animaux. Ces cellules sont les mêmes; leur ordre d'apparition est semblable; le sens de leur formation est à peine différent; il n'y a à signaler ici comme dissemblance que le sens de division des cellules $2a^{212}$-$2d^{212}$, qui est transversal chez *Crepidula* (Conklin, p. 116); on pourrait peut-être trouver dans la figure 47, planche IV, de M. Conklin, une indication d'obliquité dexiotropique au moins pour $2b^{211}$ et $2b^{212}$. Cette tendance des divisions à se faire transversalement peut être due en partie à la différence de taille considérable qui existe chez *Crepidula* entre les micromères du deuxième quartette et les grosses cellules du pôle végétatif; les petits éléments tendent à s'étaler à la surface des gros. Un cas tout semblable est celui de l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 259 et fig. 20, pl. XV) où toutes ces divisions sont transversales. Elles sont au contraire toutes normales chez le Planorbe, où cette différence de taille est très réduite (Holmes, **1900**, p. 405 et fig. 32, pl. XIX). Chez *Amphitrite*, la division de la cellule $2d^{121}$ ($=x^{21}$), qui est fort petite, est seule indiquée (Mead, **1897**, diagramme fig. *4-e*, p. 342, petite cellule extrême à gauche); elle est læotropique comme chez le Troque. Il en est de même chez l'Arénicole (Child, **1900**, fig. 60, pl. XXIII); chez cet animal la division de $2a^{122}$-$2c^{122}$ est aussi mentionnée (p. 630) et

à en juger par la figure 100, planche XXIV, elle serait plutôt transversale.

La division de $2d^{121}$ seule figurée par M. Treadwell chez *Podarke* (**1901**, fig. 40, pl. XXXIX) serait inversée.

Quant à la division de $2d^{111}$, elle est très variable : radiale chez *Nereis* (Wilson **1892**, p. 409, x^3); læotropique selon la règle chez *Podarke* (Treadwell **1901**, fig. 45, pl. XXXIX, x^{31}); tranversale, légèrement læotropique chez *Capitella* (Eisig, **1898**, fig. 36 et 37, pl. III, x^3); elle est inversée chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, fig. 49-50, pl. XIII, x^3) et chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 610).

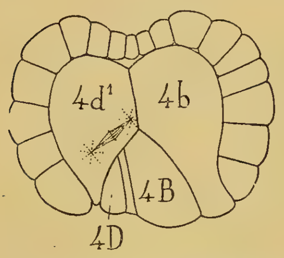


Fig. XII. – Stade 108 du Troque, coupe schématique parallèle au plan sagittal.

Il y a là, comme on le voit, des différences assez considérables, surtout dans le quadrant postérieur *D*, dont j'ai déjà fait remarquer la spécialisation accentuée chez différents animaux.

Dans l'embryon qui a servi de type à cette étude, outre les fuseaux des cellules $1a^{112}$ et $1b^{112}$ que nous retrouvons encore, il s'en ajoute d'autres qui annoncent de nouvelles divisions; d'abord dans les cellules $1a^{1212}$-$1c^{1212}$ se voient de grands fuseaux presque transversaux, mais légèrement læotropiques, ce qui est tout à fait régulier, les précédents étant dexiotropiques, presque radiaux. Il y a ensuite dans $2d^{2122}$, un fuseau légèrement læotropique, presque transversal, ce qui est également régulier ; enfin, deux autres dans les cellules $4d^1$ et $4d^2$, tout à fait bilatéraux, symétriques par rapport au plan médian et légèrement convergeants en avant et en haut (fig. 60, pl. XVI et diagramme XII).

La forme générale de l'embryon a subi quelques modifications intéressantes. Tout d'abord l'invagination apicale est sensiblement moins profonde et tend visiblement à s'effacer. Les quatre cellules de la rosette apicale s'y montrent très régulières avec leur sillon polaire toujours orienté dans la même direction. Par suite des nombreuses

divisions du deuxième quartette, ses cellules, ne pouvant émigrer vers le pôle animal qui est occupé par le premier quartette, sont repoussées, en entraînant les quatre ilots du troisième quartette, vers la face inférieure de l'embryon, dont les éléments ont déjà commencé depuis longtemps à être recouverts par leurs voisins. La surface visible de *4a, 4b, 4c,* diminue notablement (fig. 60, pl. XVI); les deux moitiés de *4d* ont presque entièrement disparu dans l'intérieur de l'embryon. Il est clair que cet envahissement progressif de l'hémisphère inférieur par les micromères constitue une gastrulation par épibolie ; l'espace occupé par les macromères et les éléments du quatrième quartette représente le blastopore qui s'est déjà sensiblement réduit pendant les stades précédents.

Stade 118.

Ce stade nous montre l'achèvement des divisions précédemment indiquées. Tout d'abord $1a^{112}$ et $1b^{112}$ se sont divisées d'une façon radiale, un peu læotropique, ce qui est une infraction à la loi d'alternance, $1c^{112}$ s'est divisée de même, je crois pouvoir l'affirmer, bien que je n'aie pas vu le fuseau correspondant (fig. 61, pl. XVII). Cette division se fait le plus souvent avec cette même direction presque radiale et de fréquentes irrégularités chez les autres animaux. Elle n'est connue que chez un bien petit nombre de Mollusques ; pourtant M. Conklin la décrit chez *Crepidula* (**1897**, p. 87, fig. 51, pl. V) ; elle y est presque entièrement radiale mais avec une tendance manifeste à la symétrie bilatérale : elle est un peu dexiotropique dans les quadrants *A* et *C,* inversée dans *B* et *D.* On observe la même chose, mais en sens inverse chez le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 402, fig. 42, pl. XX). Mais chez *Crepidula,* les cellules postérieures se divisent plus tôt que les antérieures ; chez le Troque, c'est plutôt l'inverse : je n'ai même jamais vu la division de $1d^{112}$. Ces divisions sont radiales chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 602, fig. 31, pl. XXXIII) et chez la plupart des Annélides, où ces cellules $1a^{112}$-$1d^{112}$ sont beaucoup plus volumineuses et correspondent à la « croix » de M. Wilson (**1892**,

p. 396). Ces clivages sont connus chez *Nereis* (Wilson, **1892**, diagr. II, p. 396, division de a^1 en a^1 et a^{14}), *Capitella* (Eisig, **1898**, fig. 35, pl. III), *Amphitrite* (Mead, **1897**, p. 237, fig. 24, pl. XI), *Arenicola* (Child, **1900**, p. 611, fig. 33, pl. XXII), *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 414, fig. 16, 17, pl. XXXVII); on observe chez ce dernier animal une légère obliquité dexiotropique de ces clivages, ce qui est d'accord avec la règle.

La division des cellules $1a^{1212}$, $1b^{1212}$, $1c^{1212}$, déjà indiquée plus haut, est achevée; elle est presque transversale, et la légère inclinaison læotropique observée dans les fuseaux est à peine visible une fois le clivage achevé.

L'absence de ce clivage dans le quadrant postérieur *D* est à noter : dans les autres quadrants, cette division presque tranversale tend à écarter les unes des autres les petites croisettes de quatre cellules nées des trochoblastes; ainsi l'intervalle entre les dérivés de $1d^2$ et ceux de $1a^2$ tend à augmenter; les descendants de $1a^2$ s'éloignent de ceux de $1b^2$ et ceux-ci des descendants de $1d^2$. L'espace compris entre $1c^2$ et $1d^2$, le seul qui n'ait pas tendance à s'élargir, se trouve au contraire comprimé et le croissant de cellules comprenant les trochoblastes et les éléments intermédiaires $2a^{111}$, $2a^{112}$, $2a^{1211}$, $2b^{111}$, $2b^{112}$, $2b^{1211}$, $2c^{111}$, $2c^{112}$; $2c^{1211}$, tend à se fermer en arrière. Nous verrons un phénomène analogue se produire chez d'autres animaux.

La division que nous étudions est connue seulement chez un bien petit nombre de types. M. Holmes (**1900**, p. 395) l'a décrite chez le Planorbe : elle y est presque complètement tranversale et ne se fait pas dans le quadrant *D*. Elle est transversale, mais légèrement læotropique, tout comme chez le Troque, dans le cas de *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 601), mais là elle a lieu dans les quatre quadrants. Enfin, chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 88), elle ne se fait pas dans le quadrant postérieur, mais elle est radiale dans les autres : c'est la conséquence de l'inversion de sens de la division de $1a^{12}$-$1d^{12}$ qui a donné naissance à la croix si nette de cet animal.

Dans le quadrant *D*, la division déjà indiquée de $2d^{2122}$ s'est

achevée læotropiquement (fig. 62, pl. XVII), et il a apparu une nouvelle cellule que je crois être un produit de la division dexiotropique de $2d^{1111}$. Mais je n'ai pas vu le fuseau correspondant et je dois reconnaître que cet élément pourrait tout aussi bien provenir de la division læotropique de $2d^{112}$, ce qui serait aussi régulier. A mesure que le nombre des cellules se multiplie, il devient naturellement de plus en plus difficile d'identifier avec certitude tous les éléments; voici la seconde fois que je donne une interprétation douteuse, et c'est la sixième fois depuis le début de la segmentation que j'admets une mitose dont je n'ai pas observé le fuseau. La division de $2d^{1111}$ est inconnue chez les autres animaux, sauf chez l'Arénicole (CHILD, **1900**, fig. 71 et 80, pl. XXIII) où elle est tranversale, semble-t-il. Celle de $2d^{2122}$ y est læotropiqne, presque radiale, tandis que chez *Podarke* (TREADWELL, **1901**, p. 421, fig. 43, pl. XXXIX, X_{1122}), elle est au contraire transversale. Elle est dexiotropique, à l'inverse de ce qui se passe chez le Troque, chez *Amphitrite* (MEAD, **1897**, diagramme fig IV, p. 242, cellules ponctuées à droite et en bas; fig. 44, pl. XIII, x^1+).

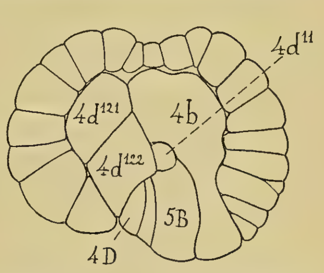


FIG. XIII. — Stade 145 du Troque. Coupe parallèle au plan sagittal.

A la face inférieure de l'embryon (fig. 64, pl. XVII), l'envahissement par les micromères a sensiblement progressé : $4d^{12}$ a entièrement disparu ; c'est à peine si une très petite pointe de $4d^{22}$ se voit encore de l'extérieur ; la surface visible des trois autres cellules du quatrième quartette est aussi fort réduite, surtout celle de $4a$.

A l'intérieur, les deux fuseaux déjà signalés dans les grandes cellules $4d^1$ et $4d^2$ ont isolé, en avant et en haut, vers le centre de l'embryon, deux petites cellules accolées, $4d^{11}$ et $4d^{21}$ (fig. XIII). Il est très digne de remarque que ces petites cellules soient émises dans une direction qui semble être à peu près celle du maximum de pression, à l'inverse des règles généralement admises, et que les fu-

seaux correspondants aient été disposés presque perpendiculairement au grand axe des cellules mères *4d*[1] et *4d*[2], tout comme chez *Amphitrite* par exemple (MEAD, **1897**, p. 247 et 295; comparez la fig. XII ci-dessus, p. 382).

Ici, il ne saurait plus être question d'une division læotropique ou dexiotropique; les deux clivages sont nettement symétriques par rapport au plan sagittal (fig. 60, pl. XVI) et c'est le cas habituel chez les animaux où cette division a été étudiée. Une intéressante exception est fournie cependant par *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**, p. 19, fig. 39, pl. IV) où, bien que le clivage précédent ait été bilatéral, il y a comme un retour à la division spiralée: les deux fuseaux paraissent læotropiques, ce qui est, du reste, conforme à la règle. Mais d'ordinaire la division dont je m'occupe montre une symétrie bilatérale très nette.

La similitude est parfaite entre le Troque et *Tethys* (VIGUIER, **1898**, fig. 24, 25, pl. VIII) : mêmes fuseaux convergeants en avant et en haut, mêmes petites cellules accolées, rejetées vers le centre de l'embryon; ces petits blastomères sont seulement émis un peu plus haut, tout près de la pointe des gros éléments *4d*[1] et *4d*[2]. Identité complète aussi avec l'Ombrelle (HEYMONS, **1893**, p. 257 et fig. 21, pl. XV). Chez l'Aplysie (CARAZZI, **1900**-*a*, p. 87 et fig. 4, p. 87). le Planorbe (HOLMES, **1900**, p. 407 et fig. 49, pl. XXI), *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, p. 625 et fig. 38, pl. XXXIV), *Limax maximus* (MEISENHEIMER, **1896**, p. 451), la Physe (WIERZEJSKI, **1897**, p. 390), *Amphitrite* (MEAD, **1897**, p. 247), l'Arénicole (CHILD, **1900**, fig. 51, pl. XXII et 88, pl. XXIII), les deux petites cellules sont bourgeonnées de même à la face antérieure des gros blastomères déjà fortement repoussés à l'intérieur de l'embryon, mais les fuseaux sont plus ou moins divergeants et les petites cellules antérieures ne sont pas en contact entre elles.

Ces divisions se font lorsque les grosses cellules *4d*[1] et *4d*[2] sont encore en majeure partie superficielles chez *Nereis* (WILSON, **1892**, p. 411), *Capitella* (EISIG, **1898**, p. 25 et fig. 30-31, pl. II). *Unio*

(Lillie, **1895**, p. 27 et fig. 60, pl, V), *Dreissensia* (Meisenheimer, **1900**, p. 19, et fig. 39, pl. IV), *Limax agrestis* (Kofoid, **1895**, p. 75), etc. ; dans ce cas les petites cellules sont rejetées en arrière, à la lèvre du blastopore. La division correspondante est superficielle et égale chez *Clymenella* (Mead, **1897**, p. 264 et fig. 88, pl, XVI), et chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 68). J'aurai à revenir sur ces clivages.

Il me reste à indiquer les fuseaux visibles dans l'embryon que je décris. Il y a d'abord quatre fuseaux peu nets dans les cellules apicales (fig. 61, pl. XVII) ; ils semblent presque radiaux, peut-être légèrement dexiotropiques, ce qui serait régulier, mais comme je n'ai pas vu la suite de ce clivage, je ne puis être affirmatif sur le sens dans lequel il s'effectue. Il est intéressant de noter que ce même clivage est radial chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 88 et fig. 53, pl. V), et *Podarke* (Treadwell, **1901**. fig. 20, pl. XXXVII ; il serait dexiotropique d'après le tableau, p. 438) ; par exception il est un peu læotropique mais toujours presque radial chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 612 et fig. 47, 50, pl. XXII) ; il est régulièrement dexiotropique chez *Ischnochiton*, (Heath, **1899**, p. 603 et fig. 31, pl. XXXIII) et chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, p. 238 et fig. 32, pl. XII).

D'autres fuseaux annoncent des divisions prochaines dans le deuxième quartette ; il y en a deux nettement læotropiques dans $2a^{2111}$ et $2a^{2112}$ (fig. 62, pl. XVII), exactement perpendiculaires au fuseau qui a précédé. Dans le quadrant *B*, la cellule $2b^{2111}$ est encore au repos, mais sa voisine $2b^{2112}$ montre un fuseau læotropique (fig. 61 et 64, pl. XVII) : il se prépare évidemment ici une double division identique à celle du quadrant *A* ; les deux mêmes fuseaux se voient dans le quadrant *C* (fig. 63, pl. XVII) ; $2c^{2111}$ est un peu en retard cependant ; enfin $2d^{2111}$ et $2d^{2112}$ ont aussi des fuseaux semblables (fig. 62, pl. XVII).

$2a^{1212}$ présente un fuseau dexiotropique (fig. 61, pl. XVII), perpendiculaire à celui qui a séparé cette cellule de sa voisine $2a^{1211}$. Même

chose dans le quadrant *B*, où $2b^{1212}$ montre un fuseau (fig. 63, pl. XVII), et il est très vraisemblable dès maintenant que la même division devra se faire aussi dans le quadrant *C*.

$2c^{1222}$ (fig. 63, pl. XVII) a aussi un fuseau dexiotropique régulièrement disposé.

Au contraire une irrégularité s'observe dans le quadrant *D* : un fuseau dexiotropique s'est formé dans $2d^{1222}$ (fig. 62, pl. XVII).

Les petites cellules $2a^{22}$, $2b^{22}$, $2c^{22}$, depuis si longtemps indivises, présentent à leur tour des fuseaux presque radiaux, légèrement dexiotropiques; $2d^{22}$ est seule en retard (fig. 64, pl. XVII).

Enfin au pôle végétatif, trois fuseaux presque méridiens ont apparu dans les macromères *4A, 4B, 4C* : c'est le cinquième quartette de micromères qui s'annonce.

Stade 145.

C'est là le stade ultime où j'ai pu suivre avec une presque complète certitude tous les éléments d'un même embryon. La difficulté de s'orienter dans ces stades compliqués devient extrême, non seulement en raison du nombre toujours croissant des blastomères, mais surtout parce que les divisions répétées tendent à égaliser la taille relative des cellules et rendent les points de repère de moins en moins visibles. L'un d'eux, qui était fort précieux pour reconnaître à première vue sur les coupes le pôle animal, disparaît définitivement à ce moment; il s'agit de l'invagination apicale que nous avons vu se former au stade 81, atteindre son plein développement au stade 97, pour se réduire dans la suite. Chez la plupart des embryons à ce stade, elle a entièrement disparu, et la plaque apicale est redevenue plane comme avant sa formation; les cellules y sont d'ailleurs rigoureusement disposées en une seule assise, et l'invagination n'a pas pour conséquence l'isolement d'un ilot de cellules dans l'intérieur de l'embryon. J'ai choisi pour l'étudier un animal qui présentait encore une invagination assez nette, afin d'être guidé dans ma reconstruction par un point de départ bien connu.

Le pôle supérieur de cet exemplaire (fig. 65, pl. XVII) présente quelques irrégularités et l'on a peine à y retrouver les cellules apicales; on y parvient cependant et on constate que chez cet animal elles sont encore à l'état de repos : la division de ces éléments qui s'indiquait au stade précédent se trouve en retard dans ce cas particulier.

Remarquons, toujours du côté apical, le rétrécissement subi par les cellules $1d^{1212}$, $1d^{1221}$ et $1d^{1222}$, indiquant nettement que les dérivés des trochoblastes $1d^2$ et $1c^2$ ont tendance à se rapprocher les uns des autres et à pincer entre eux ces éléments. Notons aussi ce fait très important que les cellules supérieures des croisettes nées des trochoblastes tendent à s'écarter du pôle apical : cela est visible pour $1c^{211}$ dont le sommet s'effile en pointe entre $1d^{1211}$ et $1c^{1221}$, et surtout pour $1a^{211}$ qui a déjà perdu tout contact avec la petite cellule $1a^{1122}$, qu'elle touchait encore par une pointe effilée au stade précédent [1]. Ces changements sont l'indice de la tendance des trochoblastes à s'écarter du pôle pour se disposer en anneau autour du premier quartette.

Plusieurs des divisions précédemment indiquées se sont achevées. $2a^{2111}$ et $2a^{2112}$ ont effectué leur division læotropique (fig. 66, pl. XVII); $2b^{2112}$ également. $2b^{2111}$ est encore au repos comme précédemment; $2c^{2111}$ et $2c^{2112}$ sont aussi divisées læotropiquement, ainsi que $2d^{2111}$ et $2d^{2112}$ (fig. 66 et 67, pl. XVII). Toutes ces divisions sont inconnues chez les autres animaux, sauf celle de $2d^{2111}$ ($=X_{1111}$) chez *Podarke* où elle est aussi læotropique, bien que presque transversale (TREADWELL, **1901**, fig. 43, pl. XXXIX).

$2a^{1212}$ s'est divisée dexiotropiquement, selon le fuseau déjà signalé; sa voisine $2a^{1211}$ a fait de même, je crois pouvoir l'affirmer, bien que je n'aie pas vu le fuseau, qui devait être parallèle à celui de $2a^{1212}$, d'après la disposition des produits (fig. 65, pl. XVII).

$2b^{1212}$ est divisée dexiotropiquement suivant le fuseau déjà vu; $2b^{1211}$ est toujours au repos (fig. 67, pl. XVII).

[1] Par exception j'ai observé une fois cette tendance de la cellule $1c^{211}$ à s'écarter du pôle à une période beaucoup plus précoce (Voyez la fig. 46, pl. XV, du stade 72).

$2c^{1211}$ et $2c^{1212}$ se sont aussi divisées dexiotropiquement, je crois qu'on n'en peut douter bien que je n'aie pas vu les fuseaux : le phénomène est parfaitement parallèle à ce qui s'est passé dans le quadrant *A*. $2c^{1222}$ s'est divisée dexiotropiquement, conformément au fuseau déjà signalé et à la règle générale. Tous ces clivages sont inconnus ailleurs.

$2d^{1222}$, qui présentait tout à l'heure un fuseau dexiotropique, a achevé sa division irrégulière (fig. 66, pl. XVII). Ce clivage est au contraire læotropique chez l'Arénicole (Child, [**1900**, p. 622) et transversal chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 422, X_{222}) ; il est également transversal et même bilatéralement symétrique chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, diagr. IV, *b* et *c*, p. 242 : division de la cellule centrale en I^{l} et I^{r} ; et fig. 43, pl. XIII, X^2 +), sans qu'on puisse donner la raison de ces différences.

Je crois que $2d^{1221}$ s'est divisée læotropiquement (fig. 66, pl. XVII), mais ici le doute est permis. Ce clivage est inverse chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 44, pl. XXXIX, X_{221}) : il est dexiotropique presque radial. Chez l'*Arénicole*, il est tout à fait radial (Child, **1900**, p. 662 et fig. 58, pl. XXIII), et tout à fait dexiotropique chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, diagr. IV, *b* et *c*, p. 242, grande cellule de gauche se divisant en III^{l} et II^{l}).

Il y a encore dans le quadrant *D* (fig. 66, pl. XVII) deux cellules nouvelles sur l'origine desquelles je ne suis pas fixé. Je crois que l'une est produite par une division transversale, peut-être légèrement læotropique, de $2d^{112}$, ce qui serait régulier, tandis que l'autre serait due à une division transversale légèrement læotropique, de $2d^{2121}$ ce qui serait aussi normal.

La première de ces divisions est très généralement transversale et bilatéralement symétrique chez les Annélides : il en est ainsi chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 407, division de *X* en *X* et *X*), *Capitella* (Eisig, **1898**, p. 27 et fig. 33, pl. II, division de *x* en *x* et *x*), *Amphitrite* (Mead, **1897**, fig. 40, 41, pl. XII, division de X_3 en X_{3l} et X_{3r}), *Arenicola* (Child, **1900**, p. 621-622 et fig. 45, pl. XXII, divi-

sion produisant *1Sd* et *1Sl*), *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 58, pl. XL, X_{32}) ; elle est inégale et plus ou moins nettement læotropique chez *Unio* (Lillie, **1895**, p. 21 et fig. 39, pl. III), chez *Dreissensia* (Meisenheimer, **1900**, p. 13, division de X en X et x_4), et chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 610). Le Troque, chez lequel cette division semble égale et presque symétrique, se rapprocherait donc sous ce rapport plutôt des Annélides que des Mollusques.

Quant à la division $2d^{2121}$, elle est régulièrement læotropique chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, diagr. IV *b*, et *c*, p. 242, division de la grande cellule de droite en III^r et II^r) et chez *Arenicola* (Child, **1900**, p. 622 et fig. 56, pl. XXII) ; elle est læotropique aussi, mais par suite d'une inversion, chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 43, pl. XXXIX, X_{1121}).

Les petites cellules $2a^{22}$, $2b^{22}$, $2c^{22}$, dont nous avons vu les fuseaux, ont achevé leur division presque radiale, légèrement dexiotropique surtout dans les quadrants A et C (figure 68, planche XVII). La quatrième, $2d^{22}$ a fait de même ; son fuseau, que je n'ai pas vu, mais dont l'existence ne fait pas de doute, a dû être aussi radial, peut-être légèrement læotropique, mais d'une façon peu nette. *Ischnochiton* présente cette division avec le même sens radial (Heath, **1899**, p. 606 et fig. 32, 36, pl. XXXIII). Ce clivage est dans le sens normal chez le Planorbe, mais avec des variations (Holmes, **1900**, p. 404-405). Il est transversal chez *Nereis* (Wilson, **1892**, p. 417, pour $2a^{22}$-$2c^{22}$) et chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 624) où il n'est connu que dans $2d^{22}$, qui constitue la cellule anale. *Amphitrite* présente ce même clivage normalement dexiotropique pour $2a^{22}$, et transversal, un peu læotropique pour $2d^{22}$, qui est plus précoce (Mead, **1897**, fig. 41, 42, 43, 46, pl. XIII). Chez *Podarke* (Treadwell, **1901**, fig. 29, 35, pl. XXXVIII et 40, pl. XXXIX), où ces cellules ont une taille considérable, le clivage a lieu plus tôt et est inversé. Il est probable que ces différences sont en rapport avec les dimensions du blastopore et sa fermeture plus ou moins précoce.

Dans le troisième quartette, il me faut encore admettre une division

dont je n'ai pas vu le fuseau, celle de *3a*[1], qui a dû être dexiotropique selon la règle (fig. 68, pl. XVII). Il ne reste alors plus que *3b*[1] qui soit indivise : comme on le voit, les quadrants antérieurs sont notablement en retard sur les postérieurs; nous avons vu, à propos du stade 89, que ce fait était assez général.

Au pôle végétatif les divisions indiquées précédemment dans les macromères sont achevées et le cinquième quartette de micromères est apparu par division presque radiale; toutefois *5a* et *5b* se sont produites d'une façon légèrement dexiotropique et *5c* d'une façon un peu læotropique, ce qui est une inversion; *4D* qui est très petite ne montre encore aucune trace de division. Comme conséquence de ces clivages et par suite d'un phénomène assez analogue à celui que nous avons vu se produire plusieurs fois au pôle animal, les rapports des macromères se trouvent changés; les fuseaux de *4A* et *4C* repoussent vers l'arrière les extrémités postérieures de ces cellules, si bien qu'elles finissent par se toucher au pôle végétatif; alors *5A* et *5C* sont en contact, tandis que *5B* et *4D* se trouvent séparées l'une de l'autre; en d'autres termes le sillon polaire inférieur devient longitudinal et est presque contenu dans le plan sagittal. Parfois, mais le fait est exceptionnel, ce changement se produit plus tôt, dès l'apparition du quatrième quartette : tel est l'exemple du stade 108 représenté fig. 60, pl. XVI.

Un autre point important est que les macromères ont visiblement tendance à s'enfoncer dans l'embryon, avec les éléments du cinquième et du quatrième quartette qui les entourent. De ces derniers on ne voit plus qu'une partie infinitésimale d'un dérivé de *4d; 4b* et surtout *4a* et *4c* ont une surface extérieure visible très réduite; c'est qu'en effet les pointes inférieures des cellules de ce quartette s'effilent de plus en plus (fig. 70, pl. XVII), et il est clair qu'elles vont disparaître entièrement à l'intérieur. Le processus d'invagination que nous avons déjà signalé continue donc à s'accentuer.

L'apparition du cinquième quartette a été entrevue par M. Bloch-mann, chez la Néritine. C'est du moins ainsi que j'interprète son obser-

vation (**1882**, p. 159) : « Hier möchte ich noch erwähnen, dass ich bei zwei oder drei Präparaten in den Zellen en_b, en_d und en_x je zwei Kerne deutlich beobachtet habe, wie auch in Figure 58 [pl. VIII] dargestellt ist. » J'ai dit plus haut que je considérais ces cellules en_b, en_d et en_x, comme représentant *4A*, *4B* et *4C* ; je suppose que les deux noyaux figurés dans ces blastomères indiquent une division incomplète. J'interprète comme une invagination des macromères le déplacement de ces éléments vers le pôle apical entre les grosses cellules *4D*, *4a*, *4b* et *4c*, déplacement que ne comprend pas M. Conklin (**1897**, p. 161).

Le cinquième quartette est connu chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, 154, et fig. 54. pl. V) ; il est formé d'une façon presque bilatérale et transversale, *5a* par division un peu dexiotropique, *5c* un peu læotropique ; cette dernière cellule est sensiblement plus enfoncée que les autres dans la gastrula, et l'on pourrait trouver quelque chose d'analogue chez le Troque quoique à un moindre degré. *4D* se divise plus tard que les autres.

D'après M. Holmes (**1900**. p. 414), chez le Planorbe, *5a* (qu'il appelle *5c*) se formerait dexiotropiquement, *5b* radialement, *5c* (qu'il appelle *5a*) læotropiquement ; mais sa figure 38, planche XX semble montrer précisément l'inverse : *5a* paraît être née læotropiquement et *5c* dexiotropiquement. Comme le quartette précédent a été formé chez cet animal par division dexiotropique, l'inversion serait alors dans le quadrant *C*, comme chez le Troque. *4D* semble ne plus se diviser, toujours comme chez mon animal.

Chez l'Ombrelle, c'est au contraire *4D* qui se divise la première ; *4C* la suit de près. Les divisions sont presques radiales et bilatéralement symétriques (Heymons, **1893**, p. 260-261). Les rapports de taille entre les éléments sont les mêmes que chez le Troque et l'invagination se produit de la même manière.

Chez *Tethys* (Viguier, **1898**, p. 52 et fig. 23, pl. VIII), on ne connaît que la division dexiotropique de *4C* et *4D*.

Le cinquième quartette de *Ischnochiton* se forme tout entier de

façon radiale, *5d* un peu après les autres (HEATH, **1899**, p. 627).

M. CARAZZI (**1900**-*a*, p. 88) a vu ce quartette chez l'Aplysie, mais sans le décrire en détail ni le figurer. *4D* se divise la première.

Le cinquième quartette se forme régulièrement par division dexiotropique chez la plupart des Annélides : *Podarke* (TREADWELL, **1901**, fig. 33, 34, pl. XXXVIII), *Arenicola* (CHILD, **1900**, p. 639 et fig. 46, 56. pl. XXII), où *4D* se divise avant les autres, *Capitella* (EISIG, **1898**, p. 30), *Aricia* (WILSON, **1898**, fig. 2-*A*), *Clymenella* (MEAD, **1897**, fig. 85, 87, pl. XVI), *Amphitrite* (MEAD, **1897**, p. 246 et fig. 46, 47, pl. XIII), où la division est presque radiale et où le quadrant *D* précède les autres. Chez *Nereis* ce quartette est probablement représenté par quatre des petites cellules irrégulières qui naissent des macromères après la formation du mésoderme (WILSON, **1898**, p. 8, note).

Si maintenant nous considérons l'intérieur de l'embryon à ce stade (fig. 69-70, pl. XVII), nous serons frappés de la forme allongée et comme pédiculée des cellules *4a, 4b, 4c*; *4a* s'élève peut-être un peu moins haut que ses congénères et a une forme un peu plus ramassée. Une très petite cavité de segmentation existe au sommet, entre les cellules du quatrième quartette. J'en ai quelquefois observé des traces déjà dans les stades précédents.

Les cellules $4d^{12}$ et $4d^{22}$ se sont divisées (fig. 69 et 70, pl. XVII, et fig. XIII, p. 385) ; les fuseaux correspondants n'existaient pas encore dans l'embryon décrit au stade précédent, mais je les ai vus sur les coupes d'autres individus et il n'y a aucun doute sur la provenance des nouvelles cellules formées. Ces fuseaux, exactement perpendiculaires aux précédents qui ont donné les petites cellules $4d^{11}$ et $4d^{21}$, sont à peu près symétriques bilatéralement et dirigés presque verticalement dans le grand axe des gros éléments. Il résulte de là la formation de deux cellules supérieures et un peu postérieures $4d^{121}$, $4d^{221}$ et de deux inférieures $4d^{122}$, $4d^{222}$, presque égales, et dont la dernière seule possède encore une fine pointe visible de l'extérieur. Les cellules supérieures sont légèrement plus petites que les inférieures.

Je n'insisterai pas ici sur cette division chez d'autres types parce que j'aurai à y revenir à propos du mésoderme. Je me bornerai à faire remarquer la grande ressemblance de la disposition qui s'observe chez le Troque avec celle que décrit M. Heymons (**1893**, p. 260 et fig. 23, pl. XV) chez l'Ombrelle. La seule différence est que chez l'Ombrelle les deux grosses cellules supérieures sont d'abord formées en arrière des deux autres et qu'elles se déplacent ensuite pour passer au-dessus. Chez l'Aplysie (Carazzi **1900**-*a*, p. 89), les cellules correspondant aux grosses cellules supérieures du Troque se forment aussi en arrière des deux autres. Il en est absolument de même chez *Tethys* (Viguier, **1898**, fig. 26, 27, pl. VIII). Au contraire, $4d^{121}$ et $4d^{221}$ se forment en avant et des côtés des cellules $4d^{122}$ et $4d^{222}$ chez *Amphitrite* (Mead, **1897**, p. 248 et fig. 52, pl. XIII), *Arenicola* (Child **1900**, p. 638 et fig. 98, pl. XXIV), *Capitella* (Eisig **1898**, p. 27, fig. 34, pl. II et 43, pl. III), *Planorbis* (Holmes, **1900**, p. 407), *Physa* (Wierzejski) **1897**, p. 390), *Limax* (Kofoid, **1894**, p. 75, et Meisenheimer, **1896**, p. 451), *Unio* (Lillie, **1895**, p. 28), *Dreissensia* (Meisenheimer **1901**, p. 19). Chez *Nereis* (Wilson **1892**, p. 411), *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 430) et probablement *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 625), les cellules $4d^{121}$ et $4d^{221}$ sont remarquables par leur petitesse, de sorte que la division qui leur donne naissance semble une répétition de la précédente. J'aurai à discuter plus loin le cas particulier de *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 71-74).

Tel est le dernier stade dont j'ai pu suivre avec une assez grande certitude la filiation de toutes les cellules. Sur ses cent quarante-cinq éléments, il n'y en a que quatorze dont je n'aie pas vu le fuseau formateur; encore n'y en a-t-il que cinq dont l'origine soit réellement douteuse. Tous sont des dérivés de *2d*.

Quelques fuseaux sont encore visibles dans l'embryon que je décris. Il y en a deux dexiotropiques dans $2a^{1221}$ et $2a^{1222}$ (fig. 66, pl. XVII), deux dexiotropiques dans $2b^{1221}$ et $2b^{1222}$ (fig. 67, pl XVII), deux læotropiques dans $2c^{2121}$ et $2c^{2122}$, un presque radial, légèrement

dexiotropique, dans $2d^{1122}$ (fig. 66, pl. XVII), un autre presque transversal, mais légèrement dexiotropique dans $2d^{21222}$ (fig. 66, 67, 68, pl. XVII), deux læotropiques presque radiaux dans $3a^{21}$ et $3b^{22}$ (fig. 68, pl. XVII) ; tout cela est conforme aux règles. En supposant ces divisions achevées et en y ajoutant les quatre fuseaux décrits dans l'embryon à 118 cellules, j'arriverais à un total de 159 blastomères.

IIIe Partie.

ÉTUDE COMPARÉE DES RÉGIONS ET DES ORGANES.

Après l'étude que nous venons de faire des stades successifs de la segmentation, il ne sera pas inutile, pour résumer ces notions éparses, de présenter une sorte de tableau comparatif général de la destinée des diverses régions de l'embryon. On y trouvera dans un ordre plus méthodique et avec moins de détails fastidieux le rappel des mêmes phénomènes et de plus un certain nombre de questions plus générales, qui n'ont pu être abordées dans la seconde partie parce qu'elles exigeaient la connaissance préalable de la segmentation tout entière.

J'étudierai successivement l'histoire des différents quartettes d'ectomères, puis le mésoderme, enfin l'endoderme avec les organes auxquels chacun d'eux donne naissance. Viendront ensuite la question des rapports des axes de l'embryon et enfin des considérations sur la torsion caractéristique des Gastéropodes.

1° *Histoire du premier quartette.*

A. La Croix

M. Blochmann (**1882**, p. 158) a décrit le premier chez la Néritine une formation cruciale composée de cellules ectodermiques et ayant son centre au pôle animal. L'analogue de cette croix a plus tard été retrouvé chez *Nereis* par M. Wilson (**1892**, p. 396), puis par d'autres

observateurs chez beaucoup de Mollusques et d'Annélides. Cette formation saute aux yeux en effet quand on regarde les figures de la segmentation de *Nereis*, *Crepidula*, *Tethys*, etc. Elle est très peu apparente chez le Troque, mais les cellules qui la composent ont leurs représentants chez ce type et offrent aussi une disposition cruciale (fig. XIV). Pour M. CONKLIN (**1897**, p. 83), cette croix comprend tous les éléments du premier quartette, à l'exception des trochoblastes et avec l'addition des cellules $2a^{11}$-$2d^{11}$, dérivées du second quartette. Les bras de cette croix sont formés au début chez *Crepidula* par les cellules $1a^{121}$-$1d^{121}$ (*basal cells of the cross*), $1a^{122}$-$1d^{122}$ (*middle cells*), enfin $2a^{11}$-$2d^{11}$ (*tip cells*). Mettons d'abord à part ces derniers éléments.

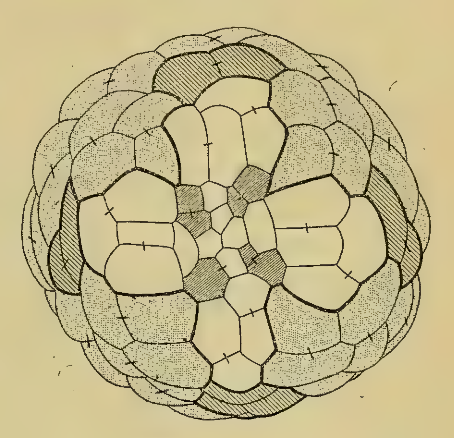


FIG. 14. — Stade 118 du Troque, vu par le pôle animal. La croix est en blanc sauf les *tip celes* qui sont striées et les homologues de la croix Annélides qui portent des stries plus fines.

On se rappelle que chez le Troque le premier quartette, formé dexiotropiquement au stade 8, s'est divisé en sens inverse au stade 16 pour donner les « trochoblastes primaires » $1a^2$-$1d^2$. Au stade 32, $1a^1$-$1d^1$ se sont divisées inégalement en sens dexiotropique et, presque aussitôt après leur formation, les plus gros éléments, $1a^{12}$-$1d^{12}$ se sont divisés læotropiquemeut et presque transversalement. Au stade 55, les cellules centrales ont donné en sens læotropique les homologues des *apical rosettes*, $1a^{111}$-$1d^{111}$, et des *peripheral rosettes*, $1a^{112}$-$1d^{112}$, de M. CONKLIN. Puis, au stade 81, se sont divisées à la fois les cellules $1a^{122}$-$1d^{122}$ et $1a^{121}$-$1d^{121}$, toutes dans le même sens dexiotropique. Tout ceci est parfaitement conforme aux règles. Au stade 118, la division de $1a^{1212}$-$1c^{1212}$ est encore régulièrement læotropique, mais elle ne se

fait pas dans le quadrant postérieur *D*, non plus que la division de $1a^{112}$-$1c^{112}$; de plus celle-ci est radiale, un peu læotropique, dans les autres quadrants. C'est là la seule infraction sérieuse aux règles que l'on observe dans la croix, et elle est bien tardive. La division des cellules apicales $1a^{111}$-$1d^{111}$, dont je n'ai pas vu l'achèvement,

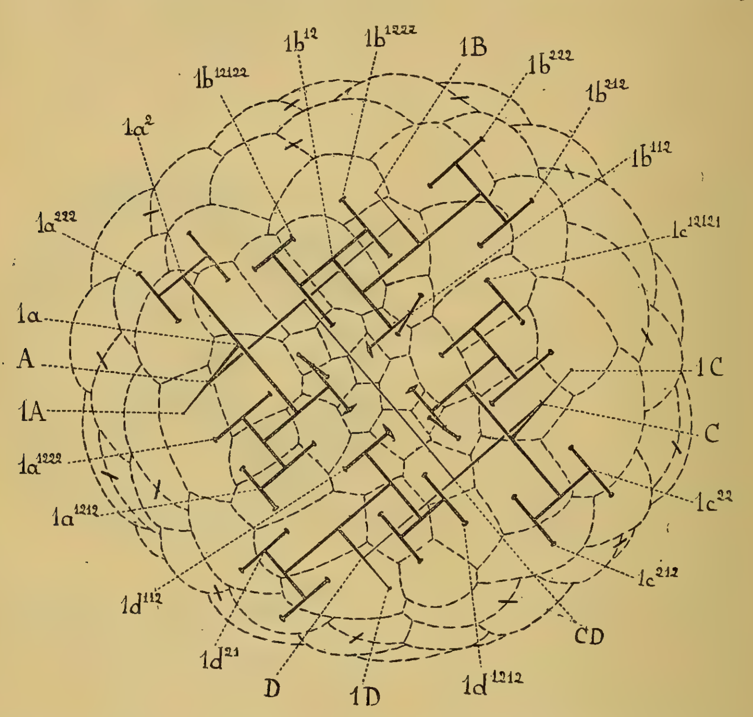


Fig. XV. — Stade 118 du Troque. Projection schématique, sur le plan équatorial de l'œuf, des fuseaux successifs du premier quartette. Comme dans la figure XI, les lignes pleines représentent les axes des fuseaux, depuis la première division de l'œuf. Les petits fuseaux qui terminent le réseau vers le centre de la figure indiquent les divisions dont je n'ai pas vu l'achèvement.

semble aussi presque radiale, mais légèrement dexiotropique selon la règle.

Toutes ces divisions peuvent se voir dans le diagramme XV qui représente la projection des fuseaux successifs du premier quartette sur un plan perpendiculaire à la ligne des pôles de l'embryon. Chacune des lignes pleines qui y figurent représente l'axe d'un fuseau.

On voit ainsi avec netteté que chaque fuseau est perpendiculaire à celui qui l'a précédé, sauf l'exception de la dernière division vers le centre, dans les quadrants *A*, *B* et *C*, celle des cellules $1a^{112}$-$1c^{112}$. Si les fuseaux des grandes cellules *A* et *C* du stade 4 qui produisent les cellules *1a* et *1c* ne semblent pas perpendiculaires aux grands fuseaux de *AB* et de *CD*, cela est une simple apparence due à la projection ; dans l'espace la perpendicularité est exacte.

Ischnochiton présente avec le Troque les plus grands rapports (Heath, **1899**). Toutes les premières divisions sont identiques. Le clivage des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ a lieu en sens læotropique, mais presque transversal, tout comme chez le Troque : il donne de petits éléments $1a^{122}$-$1d^{122}$, qui sont les *accessory trochoblasts* de M. Heath. Les divisions suivantes sont encore tout à fait semblables, et si l'on compare ma figure 61, planche XVII, avec la figure 31, pl. XXXIII de M. Heath, on ne peut manquer d'être frappé de leur ressemblance : il n'y a de différence que dans la taille de quelques cellules et dans ce fait que M. Heath a vu la division de $1a^{1211}$-$1d^{1211}$ que je n'ai pas observée. Une remarque cependant : le bras postérieur ne diffère pas des autres dans le cas de *Ischnochiton* : mais la distinction s'établit dès les divisions suivantes (fig. 34, pl. XXXIII). En somme tout est identique, sauf d'infimes détails.

Chez l'Ombrelle, M. Heymons (**1893**, p. 255) parle aussi d'une croix ectodermique apicale ; mais la formation qu'il désigne sous ce nom ne correspond nullement à celle que je décris en ce moment : il la compose d'éléments du deuxième quartette, dérivés de $2a^{12}$-$2d^{12}$ Voyez mon tableau planche XXXII. Cependant l'homologue de la croix des autres Mollusques existe aussi chez cet animal, et ce qu'on en connaît ressemble absolument à ce que nous venons de voir chez le Troque : mêmes premiers clivages, même division læotropique de $1a^{12}$-$1d^{12}$. M. Heymons parle encore d'une division des cellules $1a^{121}$-$1d^{121}$, mais il n'en donne pas la description détaillée et ne la figure pas.

Crepidula nous montre un exemple de croix un peu différent et où

cette formation s'affirme avec beaucoup plus de netteté. Les premiers phénomènes sont toujours les mêmes, mais une inversion se produit dans le clivage des $1a^{12}$-$1d^{12}$: tandis que chez le Troque la division de ces blastomères est læotropique selon la règle, ici elle est inverse, ou plutôt radiale (Conklin, **1897**, p. 85 ; fig. 31, pl. III). Il en résulte que les cellules $1a^{121}$ et $1a^{122}$, par exemple, au lieu d'être juxtaposées, comme elles le sont chez le Troque, sont superposées, $1a^{121}$ étant proximale, $1a^{122}$, distale ; il y a alors dans chaque bras de la croix une cellule basale, $1a^{121}$, une moyenne $1a^{122}$, et une terminale appartenant au deuxième quartette, $2a^{11}$. La formation des cellules moyennes, $1a^{122}$-$1c^{122}$, étant dexiotropique presque radiale, on doit s'attendre à ce que leur première division soit transversale et légèrement læotropique ; c'est en effet ce qui a lieu dans les quadrants *A-C* (Conklin, p. 85, et fig. 42, pl. IV), et la même chose se produit un peu plus tard dans les basales $1a^{121}$-$1c^{121}$ (p. 86 et fig. 47, pl. IV et 50, pl. V) : il en résulte que les trois bras antérieurs sont alors fendus en deux parties sur leur longueur. Les divisions suivantes sont plus ou moins exactement parallèles à l'axe longitudinal de chaque bras ; en somme la loi de perpendicularité est reprise après l'inversion.

Les divisions des cellules $1a^{11}$-$1d^{11}$ de *Crepidula* sont identiques à celles du Troque ; on y observe la même irrégularité : le clivage des $1a^{112}$-$1d^{112}$ est radial et les cellules postérieures se divisent avant les antérieures (p. 87) ; enfin $1a^{111}$-$1d^{111}$ se divisent aussi radialement comme chez le Troque (p. 88). Ainsi pour les trois bras antérieurs et le centre de la croix, bien que l'apparence soit très dissemblable, toute la différence dépend du changement de sens d'un seul clivage.

Quant au bras postérieur, nous avons vu que chez le Troque, il y manquait une division ; le retard va plus loin chez *Crepidula* : il ne se fait qu'un seul clivage dans le bras proprement dit, celui de $1d^{12}$, qui est inversé comme celui de ses congénères. Donc, le même changement de sens et un arrêt, voilà pour le bras postérieur toute la différence avec le Troque.

Cette inversion, ou plutôt ce sens presque radial, de la division de

$1a^{12}$-$1d^{12}$ se retrouve chez la Néritine (BLOCHMANN, **1882**), en admettant l'interprétation de M. CONKLIN, que j'ai indiquée à propos du stade 32.

Il en est tout à fait de même chez *Tethys* (VIGUIER, **1898**, fig, 22, pl. VIII), et chez *Chiton* (METCALF, **1893**, fig. 21, pl. XVI, division des $\acute{A}$-A en a^5-a^5 et A-A).

Une pareille inversion se retrouve aussi chez le Planorbe (HOLMES, **1900**, p. 394) : le clivage des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ est radial, un peu læotropique ; celui de $1a^{121}$-$1d^{121}$ est radial également (p. 395).

Chez *Aplysia* (CARAZZI, **1900**-*a*), *Limax* (KOFOID, **1895**, et MEISENHEIMER, **1896**), *Unio* (LILLIE, **1895**), *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1901**), les premiers phénomènes sont absolument les mêmes, mais on ignore le sens de la division des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$.

Parmi les Mollusques, il y a donc deux types de croix : dans l'un (*Trochus, Ischnochiton, Umbrella*), la division de $1a^{12}$-$1d^{12}$ est régulière et la croix est peu apparente ; dans l'autre (*Crepidula, Neritina, Tethys, Chiton, Planorbis*), cette division est radiale ou dexiotropique et la croix présente une netteté beaucoup plus grande.

Dans le groupe des Annélides, on rencontre une croix toute semblable en apparence, mais M. CONKLIN a montré (**1897**, p. 98-102) que cette formation ne correspondait qu'à une partie de celle des Mollusques ; ses bras sont en effet dérivés des cellules $1a^{112}$-$1d^{112}$, c'est-à-dire des *peripheral rosettes* de M. CONKLIN. Mais le véritable homologue de la croix des Mollusques existe aussi chez ces animaux, et il se rapproche tout à fait du premier type dans lequel la division de $1a^{12}$-$1d^{12}$ est normale. Ainsi chez *Nereis* la formation et les premières divisions du premier quartette sont identiques. Les cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ que M. WILSON (**1892**, p. 395) appelle *intermediate girdle cells*, se divisent læotropiquement, comme le veut la règle, et produisent quatre séries plus ou moins rayonnantes de cellules, correspondant absolument aux bras de croix des Mollusques.

M. MEAD (**1897**) a vu des productions semblables chez *Amphitrite*. Toujours mêmes premières divisions ; clivage læotropique des cellules

1a^{12}-*1d*^{12}, dexiotropique des *1a*^{121}-*1d*^{121} et de *1a*^{122}. La suite n'est connue que dans le quadrant postérieur *D*, où interviennent bientôt quelques irrégularités et qui paraît avoir une légère avance sur les autres ; c'est là la seule différence importante qui existe entre cet animal et le Troque.

On connaît chez *Podarke* (TREADWELL, **1901**) des débuts identiques, une division læotropique des *1a*^{12}-*1d*^{12}, et des clivages normaux des *1a*^{121}-*1d*^{121} et *1a*^{122}-*1d*^{122}.

Chez *Capitella* (EISIG, **1898**) même chose encore ; la deuxième division dexiotropique n'est connue que dans le quadrant *D*.

Enfin chez *Arenicola* (CHILD, **1900**), les phénomènes sont encore les mêmes, mais la bilatéralité intervient dans la division de *1a*^{1211}-*1c*^{1211}, et c'est, avec le retard du clivage de *1d*^{1211} la seule irrégularité connue. Tous ces phénomènes sont donc à très peu près identiques chez les Annélides et chez le Troque.

Quant à ce que M. WILSON a appelé la « Croix » chez les Annélides, c'est une formation toute différente, pour laquelle M. CONKLIN (**1897**, p. 102) a proposé le nom de *rosette series*. Chez *Nereis*, par exemple (WILSON, **1892**), les cellules *1a*^{112}-*1d*^{112}, régulièrement produites, au lieu d'être fort petites comme elles le sont chez les Mollusques (voyez mon diagramme XIV où ces cellules sont ombrées), sont au contraire très volumineuses et s'imposent à l'attention. Leur première division est radiale, tout comme chez les Mollusques d'ailleurs, puis interviennent d'autres clivages spéciaux dont je n'ai pas vu les homologues chez mon animal. Même chose chez *Amphitrite* (MEAD, **1897**), *Arenicola* (CHILD, **1900**), *Podarke* (TREADWELL, **1901**) : toujours division radiale ou légèrement dexiotropique des *1a*^{112}-*1d*^{112}, puis clivages bilatéraux spéciaux et précoces, ce qui est dû très probablement à la taille considérable de ces éléments. La croix est peu nette chez *Capitella* (EISIG, **1898**) où l'on connaît les mêmes clivages jusqu'à celui des *1a*^{112}-*1d*^{112}, tandis que les suivants n'ont été vus que dans le quadrant postérieur.

En somme, toute la différence qui existe entre les Annélides d'un

côté et *Ischnochiton, Trochus* et *Umbrella,* de l'autre, semble se réduire à une différence de taille entre les éléments : chez les Mollusques, les dérivés de $1a^{12}$-$1d^{12}$ prédominent et simulent plus ou moins une croix; chez les Annélides ce sont les dérivés de $1a^{112}$-$1d^{112}$, alternant avec les premiers, qui sont les plus volumineux et paraissent à leur tour figurer une croix. En réalité, ces deux formations co-existent sous forme de huit traînées rayonnantes de cellules disposées autour du pôle animal, et ce sont tantôt les unes tantôt les autres qui l'emportent en dimension; les plus volumineuses ont naturellement tendance à se diviser plus vite que les autres. Il n'y a pas là de différence radicale.

La discordance entre ces animaux : Annélides, *Ischnochiton,* Troque, Ombrelle d'une part, et *Crepidula, Neritina, Tethys, Chiton, Planorbis* d'autre part, est plus difficile à concilier. Nous avons vu qu'elle se réduit, en dernière analyse, à une inversion du sens de clivage des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ chez ces derniers animaux. M. Heath, dans son beau travail sur *Ischnochiton* (**1899**, p. 600) a supposé que, chez *Crepidula* et les types de ce groupe, le clivage correspondant à la division læotropique des cellules $1a^{12}$-$1d^{12}$ des autres formes était sauté, et que par suite il ne se formait pas d'éléments réellement homologues des $1a^{122}$-$1d^{122}$ des autres animaux. Ces cellules $1a^{122}$-$1d^{122}$ prennent part, comme nous le verrons, à la formation du voile chez *Ischnochiton :* ce sont des *accessory trochoblasts.* Par suite de la réduction du voile chez *Crepidula,* il entre moins de cellules dans cet organe, et M. Heath pense que les éléments correspondant réellement aux $1a^{122}$-$1d^{122}$, devenus inutiles, ne se forment pas du tout ou se forment très tard. Il est certain qu'il suffirait d'intercaler entre la deuxième et la troisième division du premier quartette, toutes deux dexiotropiques chez *Crepidula,* un clivage læotropique pour rétablir l'ordre normal des divisions. Mais le Troque n'appuie pas très bien cette manière de voir, car chez lui les cellules correspondant aux $1a^{122}$-$1d^{122}$ existent incontestablement et pourtant ne prennent pas part à la formation du voile. Et la même chose se pro-

duit chez *Amphitrite,* par exemple. M. Heath (p. 598) pense alors que ces mêmes cellules, bien qu'elles existent chez *Amphitrite,* sont au moins en voie de disparition ; en effet, un des produits de $1d^{122}$, la cellule $1d^{12211}$, que M. Mead (**1897**, p. 239 et fig. 35, 36, pl. XII etc. Cf. mon tableau pl. XXXVIII) désigne par un astérisque, semble rudimentaire ; il en est de même de certains produits des autres cellules correspondantes, tout au moins de $1a^{122}$: les figures 36 et 37, planches XII, montrent une petite cellule qui semble être $1a^{1221}$ et qui pourrait passer aussi pour rudimentaire. Mais il faut avouer qu'un dérivé des $1a^{121}$-$1c^{121}$, que l'on voit se former dans la figure 30, planches XII, et que l'on retrouve fig. 32, 33, 36, 37, semble tout aussi réduit. Et aucune dégénérescence de cet ordre ne s'observe chez le Troque bien que son voile soit certainement moins développé que celui de *Amphitrite.* Nous retombons donc encore sur une question pour le moment insoluble. Il est intéressant de remarquer tout au moins que le Troque se rapproche plus des Annélides par exemple que de *Crepidula* sous le rapport de la Croix.

B. Organe apical.

J'ai déjà parlé, à propos du stade 81, d'une invagination qui se produit au pôle apical, intéressant surtout les cellules $1a^{111}$-$1d^{111}$ et aussi $1a^{112}$-$1d^{112}$; elle devient plus profonde et plus nette aux stades suivants, pour atteindre son entier développement vers le stade à 97 cellules. (fig. 56, pl. XVI.) Elle se réduit ensuite et s'efface complètement vers le stade 145. Je n'ai jamais pu découvrir de cils dans cette invagination, mais j'ai vu quelquefois, surtout chez *Trochus striatus,* sur des embryons un peu plus agés, à la place où elle venait de disparaître, quelques cils très courts, présentant de légers mouvements irréguliers. Le fait que cette invagination est transitoire et qu'il n'en reste rien par la suite, semble indiquer un organe larvaire rudimentaire, et c'est bien ainsi que je l'interprète.

Cette formation n'est nullement isolée dans le groupe des Mollusques et des Vers. M. Blochmann l'a décrite et figurée chez la

Néritine (**1882**, p. 159 et fig. 59, pl. VIII). D'après la figure, les quatre cellules apicales $1a^{11}$-$1d^{11}$, avec les latérales voisines $1a^{121}$ et $1c^{121}$, et une partie des suivantes $1a^{222}$ et $1c^{222}$, s'enfoncent dans l'invagination; les trochoblastes, bien reconnaissables à leur petite taille, restent à l'extérieur. Les rapports sont donc assez semblables à ceux du Troque. Il y a une légère différence cependant, en ce que, à ce stade, les cellules apicales ont déjà notablement cheminé vers la région antérieure du futur embryon chez la Néritine, tandis que ce phénomène ne se produit qu'un peu plus tard chez notre animal. Mais la différence est bien minime et l'invagination apicale est tout à fait comparable chez ces deux êtres. M. Conklin (**1897**, p. 31 et 94) se trompait donc en supposant que M. Blochmann avait décrit des embryons anormaux et que cette invagination était accidentelle. Elle est parfaitement normale chez le Troque et rien n'autorise à penser qu'il en est autrement chez la Néritine. Sa destinée est d'ailleurs la même chez tous deux : elle disparaît sans laisser de traces.

Une invagination transitoire se produit aussi chez *Ischnochiton* (Heath, **1899**, p. 575 et 628) et de grands cils, certainement sensitifs, y apparaissent.

Peut-être faut-il rapprocher de cet organe l'invagination que M. Meisenheimer décrit au même point chez *Dreissensia* (**1901**, p. 80) ; ici toutefois sa formation est beaucoup plus tardive, on ignore la généalogie des cellules qui y prennent part, et la suite de son développement semble indiquer qu'elle subit tout au moins de profondes modifications secondaires. Au lieu de se réduire et de disparaître, elle s'approfondit et ses parois donnent enfin naissance aux palpes labiaux spéciaux aux Lamellibranches.

Il est plus vraisemblable qu'il faut considérer comme un reste d'une pareille invagination apicale le phénomène observé par M. Mead (**1897**, p. 267, fig. 98 et 102, pl. XVII) chez *Lepidonotus*, et par M. Treadwell, (**1900**, p. 409 et 418, fig. 16, 17, 18, pl. XXXVII) chez *Podarke* : les cellules apicales $1a^{111}$-$1d^{111}$ se forment dans la profondeur de l'embryon et n'apparaissent au dehors qu'à la suite

d'une sorte d'évagination. Très probablement aussi est-ce de la même manière qu'on doit interpréter les bizarres phénomènes décrits par M. LANG chez *Discocœlis,* (**1884**, p. 336-337) ; ici l'invagination partielle des apicales se compliquerait de l'enfoncement total dans l'embryon des cellules $1a^{121}$-$1d^{121}$ (= ce_5-ae_5).

Ailleurs ce rudiment d'invagination lui-même semble ne plus se former ; mais les cellules apicales n'en ont pas moins une valeur particulière. Ainsi M. MEAD (**1897**, p. 240) ne doute pas qu'elles portent le bouquet apical de cils très développé chez les Annélides : cela est certain, dit-il (p. 285), pour *Lepidonotus*, et extrêmement probable pour *Amphitrite* et *Nereis*.

M. CONKLIN (**1897**, p. 109-111) fait résolument des cellules apicales un organe sensoriel (*apical sense organ*), qui serait d'après lui relié plus tard aux ganglions cérébroïdes par deux tractus nerveux ; mais cette dernière affirmation est contestée par M. EISIG (**1898**, p. 151) qui croit ces tractus de nature musculaire. Ce n'est pas que cet auteur doute de la nature sensorielle de l'organe en question ; il l'admet au contraire formellement pour *Capitella,* bien que chez cet animal il soit encore bien plus rudimentaire que chez les types précédents : il ne présente plus d'invagination, plus même de touffe de cils. Mais cet état de réduction même confirme l'auteur dans son idée qu'il s'agit là d'un organe larvaire ancestral en voie de disparition.

Quelle peut être la signification morphologique de cet organe ? Il est certainement bien tentant de comparer, comme l'ont fait MM. SELENKA (**1881**, p. 27-33), LANG (**1881**, p. 214-227, et **1884**, p. 645-667), WILSON (**1892**, p. 398), EISIG (**1898**, p. 145-146), etc., la disposition radiaire des croix des Annélides et des Mollusques avec les trainées ectodermiques rayonnantes qui divergent du pôle aboral des Cténophores et par suite d'homologuer l'organe sensoriel apical des embryons d'Annélides, de Mollusques et de Turbellariés avec la vésicule sensorielle de ces Cœlentérés ; toutefois une comparaison minutieuse du développement de ces divers organes permettra seule de se prononcer d'une façon catégorique sur cette homologie probable.

C. Ganglions cérébroïdes, tentacules et yeux.

Il n'est pas douteux que la plus grande partie de la croix prenne part à la formation des ganglions cérébroïdes, puisqu'elle constitue la totalité de la surface enclose dans l'anneau du voile et que ces ganglions se produisent par épaississement de cette surface, mais il m'est impossible de préciser le rôle de ses diverses cellules dans cette formation. Il n'existe pas ici de vésicule céphalique volumineuse, par suite pas de ces cellules s'aplatissant en plaquettes qui ont permis à M. Holmes (**1900**, p. 415-416) de distinguer chez le Planorbe la part de plusieurs de ces éléments dans la formation du système nerveux.

Ce n'est guère que chez les larves de quatorze à quinze heures que l'épaississement de la plaque apicale devient notable et prend une forme assez differenciée. Une légère involution de la surface extérieure de la plaque forme comme un rudiment d'invagination impaire. L'ébauche est en effet impaire, mais dès le début la partie centrale, qui deviendra la commissure cérébroïde, est moins épaisse que les parties latérales. Ce n'est qu'assez tard, au bout de quatre à cinq jours, que les ganglions s'écartent définitivement de l'épithélium céphalique ; ils ont alors déjà leur substance ponctuée interne et leurs noyaux périphériques, et leur forme caractéristique à deux pointes postérieures.

Chez les autres Mollusques, à part le Planorbe, on n'est guère plus avancé que chez le Troque quant à l'origine des cellules du cerveau. M. Conklin (**1897**, p. 110) fait naître les cérébroïdes de *Crepidula* de deux ébauches qui dériveraient des cellules antérieures de la rosette et des parties latérales du bras antérieur de la croix. La commissure cérébroïde naîtrait de la coalescence des deux tractus dont j'ai parlé à propos de l'organe apical; mais ces observations ont été révoquées en doute par M. Eisig (**1898**, p. 151). Chez *Dreissensia*, d'après M. Meisenheimer (**1901**, p. 80), c'est un épaississement de la partie inférieure de l'invagination apicale qui donnerait le cerveau ; son ébauche serait donc impaire comme chez le Troque.

Parmi les Annélides, M. v. Wistinghausen, (**1891**, p. 52, 54) avait admis que chez *Nereis* les cellules primitives du premier quartette, *1a-1d* qu'il appelait *Encephaloblasten*, restaient longtemps indivises et passaient enfin en totalité dans la production du cerveau. M. Wilson (**1892**) a montré que cela n'était pas exact, mais il n'a pas pu préciser les éléments qui entraient dans la composition de cet organe. « Il ne peut y avoir de doute, dit-il seulement (p. 402), que la croix donne naissance en grande partie au ganglion cérébroïde. » M. Mead (**1897**, p. 256) pense aussi que cet organe provient du premier quartette, mais il ignore de quels éléments.

Les tentacules dérivent certainement aussi du premier quartette : ils apparaissent, comme partout, sous forme de deux saillies situées dans les parties latéro-antérieures du champ du voile, tout près de sa périphérie. Les yeux se montrent vers la soixantième heure comme deux taches pigmentaires situées du côté externe des tentacules.

D. Voile

Bien qu'il entre dans la constitution du voile des éléments du deuxième quartette, je place ici son histoire, parce qu'il dérive en majeure partie du premier quartette et qu'à celui-ci appartiennent les éléments que je regarde comme fondamentaux dans sa constitution.

C'est M. Mead (**1897**) qui semble avoir le premier complètement observé la formation du voile. Chez *Amphitrite* et *Clymenella*, qu'il a étudiées, les trochoblastes primaires $1a^2$-$1d^2$ se forment, comme partout, par la première division læotropique du premier quartette. Ces éléments se divisent deux fois régulièrement et produisent dans chaque quadrant une tétrade de cellules disposées en croisette (Idid. fig. 27, 28, pl. XI). Ces seize blastomères que M. Mead désigne par ap^1-ap^4, bp^1-bp^4, etc. (voyez mon tableau, pl. XXXVIII), ne se divisent plus jamais, acquièrent tout aussitôt des cils (Mead fig. 18, 19, pl. XI) et constituent la prototroque primaire (p. 235). A

ces éléments s'ajoutent des dérivés du deuxième quartette, mais seulement dans les trois quadrants antérieurs. Les cellules $2a^1$-$2c^1$ constituent pour M. Mead des *secondary trochoblasts* (p. 234). Chacun d'eux se divise deux fois d'une façon régulière, mais la seconde de ces divisions est inégale : les cellules $2a^{122}$-$2c^{122}$ sont très petites. Les trois autres éléments $2a^{111}$, $2a^{112}$, $2a^{121}$, etc., dans les trois quadrants antérieurs, ne se divisent plus, se couvrent de cils, et constituent les *secondary prototrochal cells* (ap^5-ap^7, bp^5-bp^7, cp^5-cp^7). Ce sont donc neuf cellules secondaires qui s'ajoutent aux seize primaires pour donner les vingt-cinq éléments du voile. On remarquera sur les figures de M. Mead que ces cellules secondaires sont placées entre les ilots dérivés des trochoblastes primaires, de manière à combler les vides qui existent entre eux. Mais en arrière, les dérivés de $2d$ ne prennent pas part à la formation de la prototroque et celle-ci présente par suite en ce point une interruption ; en d'autres termes, les cellules du voile sont disposées en un croissant dont les cornes sont dirigées en arrière. Mais peu à peu ces deux pointes se rapprochent l'une de l'autre, à travers les dérivés de $1d^{12}$ qui se trouvent pincés entre elles (fig. 58, 59, 60, pl. XIV). Enfin les deux cornes se rejoignent, et l'anneau est complet ; ses cellules se disposent alors d'une façon assez régulière sur deux rangées. Par suite de la fermeture de l'anneau vélaire, la moitié au moins des dérivés de $1d^{122}$, certainement tous les produits de $1d^{1222}$ ($= 1d^{12\frac{2}{2}}$ = groupe l dans les fig. 34 à 60 de M. Mead) peut-être aussi une partie de $1d^{121}$, sont rejetés en arrière hors du champ du voile (p. 239). Les choses se passent exactement de la même manière chez *Clymenella* et probablement *Lepidonotus* (Mead, **1897**, p. 263, 267). Chez l'Arénicole (Child, **1900**, p. 618, 619, 630) la formation du voile est identique. Tous les dérivés de $1d^{122}$ sortent par l'interruption postérieure de la prototroque.

Ce qui se passe chez le Troque me paraît avoir avec ce que je viens de décrire une ressemblance frappante. La formation des trochoblastes primaires est identique ; leurs deux divisions, la disposition

de leurs dérivés en croisettes sont parfaitement semblables. Je n'ai jamais vu ces cellules se diviser de nouveau. Les intervalles situés entre ces quatre groupes sont comblés chacun par trois éléments du deuxième quartette dans les trois quadrants antérieurs; l'espace compris entre les deux tétrades postérieures subit un retrécissement visible, montrant avec évidence que les croisettes postérieures tendent à se rapprocher l'une de l'autre de la même manière que chez *Amphitrite* et *Clymenella*, et il semble d'après sa position au stade 145 (fig. 65, pl. XVII) que $1d^{1222}$ doive se trouver exclue du champ du voile. Il résulte de ces phénomènes un anneau de vingt-cinq cellules qui deviennent plus tard ciliées et se disposent d'abord en deux rangées plus ou moins régulières : nous avons vu cette régularisation commencer par le recul des cellules supérieures des tétrades, $1a^{211}$-$1d^{211}$, qui s'éloignaient du pôle animal (fig. 65, pl. XVII). Il y a pourtant quelque différence dans les blastomères du deuxième quartette qui entrent dans la prototroque; nous y retrouvons bien les cellules $2a^{111}$-$2c^{111}$ et $2a^{112}$-$2c^{112}$, mais les trois autres ne sont pas $2a^{121}$-$2c^{121}$; ce sont seulement des dérivés de ces éléments. Nous avons vu au stade 108 (fig. 58 et 59, pl. XVI) les cellules $2a^{121}$-$2c^{121}$ divisées læotropiquement, et j'ai admis au stade 145 une division dexiotropique de $2a^{1211}$-$2c^{1211}$ (fig. 65-67, pl. XVII).

Il me paraît difficile de ne pas croire que les cellules qui prennent part ici à la formation du voile sont $2a^{12111}$-$2c^{12111}$, seconds dérivés des $2a^{121}$-$2c^{121}$ qui passent tout entières dans la prototroque des Annélides. Il y a donc ici deux divisions supplémentaires. Je rapprocherais volontiers ces clivages supplémentaires de ceux qui se produisent dans les trochoblastes primaires du Chœtoptère (Mead, **1897**, p. 274, 281, fig. 132, pl. XIX) : chez cette forme, il n'y a pas de prototroque et la réduction de cet organe paraît en relation avec cette multiplication des clivages. Il semblerait que chez les animaux où le voile est réduit, comme les cellules de cet organe doivent être moins actives, leurs cellules mères n'ont pas besoin de prendre part tout entières à leur formation. Le voile du Troque étant certainement

beaucoup moins développé que celui de *Amphitrite* par exemple, peut-être suffit-il pour le former de dérivés d'éléments qui doivent chez ce dernier animal concourir tout entiers à sa production. Mon diagramme XVI montre tous les éléments du voile.

Une modification toute particulière se produit ensuite chez le Tro-

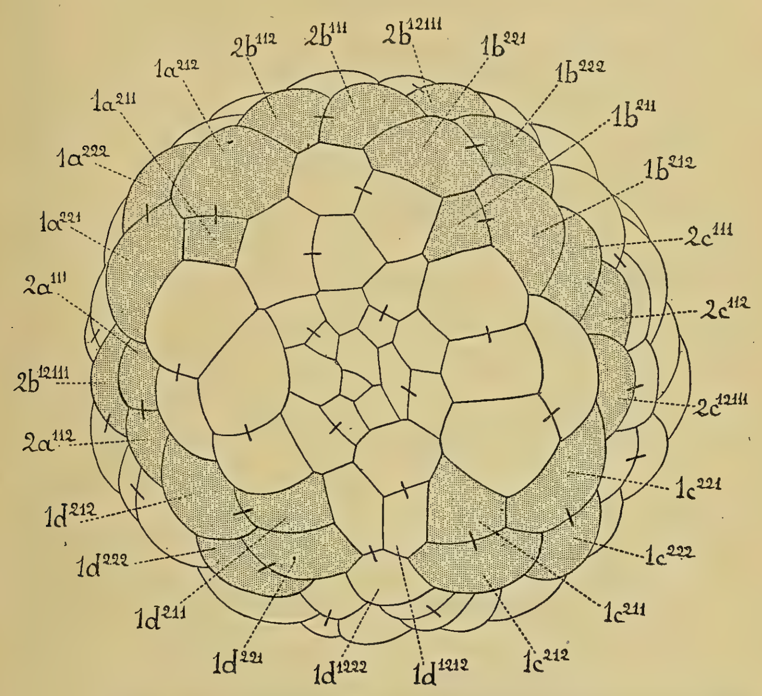


Fig. XVI. — Formation du voile chez le Troque ; ses éléments constitutifs sont ombrés.

que : les vingt-cinq cellules de la prototroque sont d'abord, ai-je dit, disposées sur deux rangées assez régulières, tout comme chez *Amphitrite* par exemple ; elles alternent grossièrement entre elles, font peu ou point de saillie à la surface de la larve et se distinguent difficilement des éléments voisins. Tel est l'état de la larve de neuf heures. Mais peu après les choses changent. Tout d'abord, par suite de la multiplication des éléments voisins et de leur diminution de taille, les cellules du voile deviennent bien plus apparentes, en même temps qu'elles font légèrement saillie à la surface. Ce n'est pas tout ;

dix heures et demie environ après la ponte (fig. 73, pl. XVIII), les cellules du voile ont une tendance à s'intriquer, à se glisser dans les interstices les unes des autres, de façon à venir se disposer enfin en un seul rang. Deux heures et demie plus tard (fig. 75-76, pl. XVIII), le résultat est atteint : le voile est alors composé d'une seule rangée de cellules nettement saillantes, présentant encore dans leur arrangement quelques traces d'irrégularité, qui trahissent leur disposition primitive alternante. Un peu plus tard, quand le voile a acquis tout son développement, que les cils, d'abord extrêmement courts et transparents, très difficiles à apercevoir [1], sont devenus longs et très actifs, les vingt-cinq trochoblastes forment un anneau complet, parfaitement régulier, d'environ 30μ d'épaisseur, dont tous les éléments contiennent des vacuoles de forme bizarre et portent sur une étendue limitée de leur surface une barre de longs cils d'environ 5μ d'épaisseur, se raccordant exactement d'une cellule à l'autre. On y observe des granulations basilaires fort nettes et des racines de cils, mais pas de bordure en brosse. *Tr. striatus*, qui n'a pas de larve veliger libre présente des cils beaucoup plus courts et moins nombreux que *Tr. magus*.

Le voile dégénère très lentement ; au bout de huit jours, quand tous les organes sont presque formés, on en retrouve encore des restes sur les coupes ; mais il est alors très réduit, ses cellules sont très petites et comme racornies, ses cils courts et peu actifs ; j'ignore s'il est rejeté ou seulement résorbé plus tard.

Nereis, d'après M. Wilson (**1892**), présenterait avec les types précédents des différences considérables. Sans doute, les trochoblastes primaires se forment toujours de la même manière et se divisent dexiotropiquement, mais là s'arrêterait la ressemblance ; pour M. Wilson (p. 396), la division suivante, au lieu d'être læotropique comme le voudrait la règle, se fait suivant un mode spécial : elle alterne,

[1] L'acide chromo-acétique ne conserve pas ces jeunes cils ; aussi, ne les voit-on pas dans mes figures 73 à 77, planche XVIII, qui représentent des larves fixées par ce réactif.

une cellule se divisant transversalement, la suivante radialement, et ainsi de suite. Il en résulte que, au lieu de former une tétrade en croisette, les quatre éléments issus d'un même trochoblaste sont disposés, trois en série transversale formant partie d'un anneau, et un au-dessus, plus près du pôle animal. Les cellules $1a^{211}$-$1d^{211}$, ainsi rejetées hors de l'anneau transversal, ne prendraient pas part à la formation du voile. Mais au point de vue du sens des clivages, M. Mead (**1897** p. 281) fait remarquer avec raison que *Lepidonotus* et *Amphitrite* ont certainement une segmentation plus typique que *Nereis* car ils ont moins de vitellus et leur clivage est plus régulier; il observe aussi que les figures 35 et 36, planche XVI, de M. Wilson montrent au moins une trace d'obliquité læotropique dans les divisions soi-disant horizontales et verticales des trochoblastes : ainsi la figure 35 montre cette obliquité dans $1b^{21}$ ($=b^{112}$) et $1d^{21}$ ($=d^{112}$) et la figure 36 dans $1b^{21}$ ($=b^{112}$), $1c^{21}$ ($=c^{112}$; ces divisions sont achevées), $1c^{22}$($=c^{111}$) et $1b^{22}$ ($= b^{111}$). Et les cellules supérieures $1a^{211}$-$1d^{211}$ sont dans une position identique aux cellules correspondantes des Annélides de M. Mead. Il y a donc certainement de grands rapports entre ces animaux. La grande différence est que douze cellules seulement, toutes nées des trochoblastes primaires, entrent dans la constitution du voile. Mais il faut remarquer que M. Wilson (p. 399) a signalé l'existence, à une période plus tardive du développement, d'un second anneau de cellules, probablement en même nombre, exactement superposé à l'anneau vélaire. Cette seconde rangée d'éléments ne feraitelle pas aussi partie du voile? Cet organe comprendrait alors probablement vingt-quatre cellules, chiffre bien voisin des vingt-cinq de tous les animaux précédents. Quant à l'origine de ces derniers éléments, M. Wilson n'a pas pu la découvrir, et il remarque lui-même que c'est là une lacune importante dans son travail. Il suppose pourtant qu'ils peuvent provenir, soit de la division de toutes les cellules de l'anneau du voile (mais ces éléments sont bien différenciés pour se diviser encore), soit des quatre cellules supérieures provenant des trochoblastes ($1a^{211}$-$1d^{211}$), et des *intermediate girdle cells* ($1a^{12}$-

$1d^{12}$). Dans cette deuxième hypothèse, les trochoblastes primaires passeraient tout entiers dans le voile comme chez les types déjà étudiés. Ajoutons que les cellules $2a^{11}$-$2c^{11}$, $2a^{12}$-$2c^{12}$, que M. Wilson appelle *post trochal cells* (p. 416) sont situées tout contre la prototroque et prennent un aspect vacuolaire spécial. Elles pourraient aussi représenter peut-être une partie du voile.

Il y a des incertitudes analogues pour *Capitella*. M. Eisig (**1898**, p. 9) admet que le voile est formé par les trochoblastes habituels divisés deux fois, c'est-à-dire par seize cellules, ou tout au moins par quinze, car il dit n'avoir vu que rarement $1c^{21}$ se diviser (p. 24, 26). Mais la prototroque définitive serait précédée d'une prototroque provisoire, supposée dérivée des *intermediate girdle cells* $1a^{12}$-$1d^{12}$, qui peut-être entrerait aussi dans la constitution du voile définitif (p. 45, 107).

Quant à la participation certaine des *intermediate girdle cells* à la formation du voile, *Podarke* (Treadwell, **1901**, p. 412, 413) va nous en donner un exemple. Les trochoblastes primaires ont la même histoire et le même rôle que chez *Amphitrite* par exemple. Entrent aussi dans la prototroque les cellules : $2a^{121}$-$2c^{121}$, $2a^{112}$-$2c^{112}$, correspondant à des trochoblastes secondaires de M. Mead, mais que M. Treadwell, (p. 413 et tableaux p. 438-439) appelle *tertiary trochoblasts*. Les cellules $2a^{111}$-$2c^{111}$, très petites, sont rejetées hors de la prototroque (p. 420) et sont remplacées par les éléments $1a^{1222}$-$1c^{1222}$, descendant des *intermediate girdle cells* (p. 413) Les dérivés de $1d^{1222}$ et au moins une partie de ceux de $1d^{1221}$ sortent par l'interruption postérieure de la prototroque : ils ont ici, paraît-il, un rôle très important et donnent naissance à une partie étendue de l'ectoderme du tronc, mais leur histoire n'a pu être suivie en détail. Ainsi, sur les vingt-cinq cellules du voile, trois seulement ont une origine différente de celle de *Amphitrite*.

Parmi les Mollusques, on connaît fort bien l'histoire du voile chez *Ischnochiton*, grâce au beau travail de M. Heath (**1899**, p. 588-

589). Ici encore nous retrouvons les trochoblastes primaires jouant leur rôle habituel. Il s'y ajoute six trochoblastes secondaires $2a^{111}$-$2c^{111}$, $2a^{112}$-$2c^{112}$, correspondant à ceux de *Amphitrite* ; mais ce n'est pas tout : il intervient des trochoblastes accessoires $1a^{1221}$-$1d^{1221}$, $1a^{1222}$--$1d^{1222}$, dérivant des *intermediate girdl cells*. Il y a donc chez *Ischnochiton*, trente cellules au voile, comprenant seize trochoblastes primaires (les mêmes que dans les exemples précédents), six secondaires (qui existent aussi chez *Amphitrite*) et huit accessoires. A cela s'ajoutent, mais beaucoup plus tard et par suite d'une adaptation secondaire, deux cellules nées de la médiane du bras postérieur de la croix, qui aident à combler la lacune postérieure de la prototroque. L'anneau de cellules qui constitue la prototroque est d'abord fort irrégulier, tout comme chez le Troque, mais, par une régularisation que M. Heath décrit avec grand soin (p. 590-592) ses éléments se placent sur deux rangs et persistent dans cette disposition jusqu'à la disparition de l'organe. Vingt-deux cellules ont donc encore ici exactement la même origine que chez *Amphitrite*.

Pour les autres Mollusques, on connaît bien peu de chose. M. Bloch-mann (**1882**, p. 162) pense que le voile de la Néritine provient de ses « *Urvelarzellen* » vz et vz_1 que nous avons homologuées avec $2a^{11}$ et $2c^{11}$; mais il est peu vraisemblable qu'elles constituent à elles seules toute la prototroque.

M. Meisenheimer (**1901**, p. 20) croit que le voile de *Dreissensia* dérive de ses a^{11}-d^{11}, c'est-à-dire de nos trochoblastes primaires, et que certains éléments supérieurs du deuxième quartette viennent s'y ajouter pour combler les lacunes que laissent entre eux les premiers éléments.

Grâce à M. Conklin (**1897**), on connaît un peu mieux l'histoire de la prototroque de *Crepidula*, mais avec bien des incertitudes encore : ainsi la destinée des trochoblastes primaires (*turret cells*) n'est même pas exactement élucidée. M. Conklin admet (p. 107 et 133) que les deux antérieurs et probablement aussi les deux postérieurs forment une portion du voile, mais sans l'avoir vu positivement. Il n'y a ja-

mais observé de mitose ; il croit cependant (p. 106) que les deux antérieurs se divisent une fois ; quant aux postérieurs, certaines grandes cellules qui en sont voisines pourraient en provenir, mais cela n'a rien de certain. Les cellules terminales (*tip cells*) des trois bras antérieurs de la croix paraissent prendre part aussi à la formation du voile ; la chose est à peu près sûre pour les bras latéraux, où $2a^{11}$ et $2c^{11}$ se divisent deux fois (p. 133) ; mais pour le bras antérieur, l'incertitude est grande. M. Conklin avait d'abord admis (p. 89) que $2b^{11}$ ne se divisait qu'une fois, restait très petite, puis dégénérait et était enfin rejetée hors de l'embryon. Il reconnaissait cependant (p. 90) n'avoir observé ce fait surprenant que dans quelques œufs d'une seule espèce et n'être pas entièrement convaincu que ce processus fût constant. Dans cette interprétation, il lui fallait chercher en avant de ces cellules $2b^{111}$ et $2b^{112}$ les éléments du voile, et il pensait les avoir trouvés (p. 132-133) dans les dérivés de $2b^{1221}$, au nombre de six.

Tous ces blastomères n'auraient constitué que la première rangée des cellules du voile ; mais au dessous, il en existe une seconde dont les éléments antérieurs devraient alors dériver d'une cellule identifiée provisoirement avec $2b^{22}$; il se pourrait même, disait M. Conklin, que quelques éléments du troisième quartette, tels que $3a^{111}$, $3b^{111}$, y prissent part (p. 134).

Dans une deuxième interprétation (p. 204, note) M. Conklin a préféré identifier les cellules faisant partie de la première rangée du voile, dans la région antérieure, avec les produits de la cellule $2b^{11}$ elle-même. C'est pourquoi dans le diagramme 11 (p. 89) les produits de cet élément, au lieu d'être très réduits comme dans le diagramme précédent (p. 88) sont égaux aux latéraux et au nombre de quatre. De la sorte, la première rangée du voile passerait par les cellules terminales des trois bras antérieurs, et cela ferait probablement remonter en avant la seconde rangée dans la cellule $2b^{1221}$, d'après la figure 50, planche V, bien que M. Conklin ne le dise pas expressément.

Il semble bien résulter de ces explications compliquées que, chez

Crepidula comme chez *Amphitrite* par exemple, les trochoblastes primaires et les dérivés des cellules $2a^{11}$, $2b^{11}$, $2c^{11}$, prennent part à la formation du voile et qu'il s'y joint, au moins dans le quadrant antérieur, d'autres cellules provenant du deuxième quartette.

Mais il s'ajoute plus tard à ce voile bien d'autres éléments. Quand il a atteint son entier développement, cet organe se compose de plusieurs rangées de cellules plus ou moins régulièrement disposées (p. 134). De chaque côté, il se divise en deux branches, dont l'antérieure remonte vers le sommet de la tête et s'arrête brusquement avant de l'atteindre, tandis que l'autre, qui ne paraît pas ciliée, occupe la situation habituelle du voile et est incomplète dorsalement. Cette dernière partie serait pour M. Conklin (p. 137) le vrai voile ancestral en voie de réduction, tandis que l'autre branche serait une acquisition nouvelle. Il y a là manifestement des modifications secondaires qui n'ont rien à voir avec la prototroque primitive. Il s'ajoute même, au dessous de la prototroque, une rangée plus ou moins régulière d'éléments qui constituent une sorte de voile postoral ; c'est à dire que toute la région buccale est ciliée et plus ou moins nettement limitée par un bourrelet inférieur. Cette disposition n'est pas sans exemple ; M. Brooks (**1876**, p. 231) parle d'une pareille bande ciliée postorale chez *Astyris* ; d'autres ont été signalées chez *Teredo* (Hatschek, **1880**), quelques Nudibranches (Haddon. **1882**), quelques Prosobranches et Opisthobranches (Mc. Murrich, **1885**). Mais la chose est en somme exceptionnelle et je pense, avec M. Meisenheimer (**1901**, p. 61-63) que, la plupart du temps, c'est la surface ciliée entourant la bouche, fréquente chez les Mollusques, qui a été prise pour une bande ciliée postorale.

Crepidula nous a montré un voile déformé par des adjonctions secondaires ; le Planorbe (Holmes, **1900**, p. 420-421) est surtout un exemple de simplification, non sans irrégularités cependant. On sait combien le voile des Pulmonés est réduit en général : il n'est donc pas surprenant qu'il n'emploie plus les dérivés des quatre trochoblastes pour sa constitution ; les deux antérieurs, divisés chacun

une seule fois, y prennent seuls part. Les postérieurs, de même que les *tip cells* des bras latéraux, se bornent à s'aplatir, à s'agrandir considérablement, pour former une partie de la vésicule céphalique, énorme chez les Pulmonés. Ces derniers éléments sont si semblables aux trochoblastes antérieurs, que M. Holmes avait d'abord pensé qu'ils entraient aussi dans le voile. Ils constituent comme une transition entre les cellules du voile et celles de la vésicule céphalique. L'adaptation secondaire semble ici prise sur le fait. La *tip cell* antérieure, divisée en deux, fait partie de la prototroque comme dans les exemples précédents, mais, par suite d'une modification très bizarre, ses deux moitiés sont écartées l'une de l'autre, et un nouvel élément vient s'intercaler entre elles pour constituer la partie médiane antérieure du voile. Cet élément serait, d'après M. Holmes, la cellule $1b^{1211}$, qui aurait traversé dans toute sa longueur le bras antérieur de la croix, puisque, d'abord en contact avec les cellules apicales (fig. 37, 42, pl. XX), elle finirait par toucher le deuxième quartette (fig. 46 pl. XX). Ce voyage, que l'auteur avoue (p. 403) n'avoir pu suivre qu'avec les plus grandes difficultés, est fort extraordinaire et je me demande si une confirmation n'en serait pas nécessaire. Une deuxième rangée d'éléments de la prototroque est formée de cellules du deuxième quartette, parmi lesquelles M. Holmes croit avoir reconnu $2b^{211}$, $2b^{212}$, $2b^{122}$, $2b^{121}$. Cette dernière seule fait partie du voile de *Amphitrite* ; les autres sont probablement surajoutées.

Il semble résulter de ces comparaisons que le voile n'est pas un organe absolument homologue dans toute la série des Mollusques et des Annélides. C'est plutôt une région ciliée, placée à la limite des domaines du premier et du second quartette et qui emprunte ses éléments à tous deux. Il est cependant un élément fondamental qui en est comme la partie centrale : ce sont les trochoblastes primaires. A ces éléments, qui constituent en quelque sorte le noyau de la prototroque, viennent s'en ajouter d'autres plus variables, très souvent des produits des *tip cells* antérieures, plus rarement des produits des *intermediate girdle cells* ou divers éléments du deuxième quartette. Il est pos-

sible que les trochoblastes représentent une sorte de voile primitif, que des adjonctions, ou au contraire des soustractions secondaires peuvent altérer d'une façon plus ou moins profonde. Ce serait alors un animal tel que *Hydroïdes* (Wilson, **1892**, p. 398) qui aurait la prototroque la plus primitive, si toutefois les huit cellules de son voile sont bien produites par une division unique de chacun des quatre trochoblastes $1a^2$-$1d^2$. Le tableau ci-après résume les cellules entrant certainement dans la constitution du voile chez les types les mieux connus.

2° *Deuxième et troisième quartette.*

A. Deuxième quartette.

J'ai suivi le clivage du deuxième quartette jusqu'au moment où il y a seize cellules dans le quadrant *A*, quatorze dans *B*, dix-sept dans *C* et vingt et une dans *D*, soit en tout soixante-huit.

J'ai dit que ce quartette naissait par division læotropique au stade 12, se divisait dexiotropiquement au stade 24, puis læotropiquement au stade 44. A ce moment il est composé de quatre groupes de quatre cellules : il y a dans chaque quadrant une cellule supérieure assez petite $2a^{11}$-$2d^{11}$ (*tip cell* de M. Conklin), une inférieure, très petite $2a^{22}$-$2d^{22}$, et deux moyennes de grande taille qui sont les premières à se diviser. Au stade 72, $2a^{12}$-$2d^{12}$ se divisent dexiotropiquement selon la règle, et $2a^{21}$-$2d^{21}$ læotropiquement, en violation de la loi d'alternance : j'ai montré que la loi de perpendicularité était néanmoins respectée (fig. XI-2). A ce moment, $2d^{122}$ s'affirme comme plus volumineuse que ses congénères ; c'est la première indication d'une différence qui va s'accentuer entre le quadrant postérieur et les trois antérieurs. Par suite de cette distinction $2d^{11}$ se divise avant les autres *tip cells*, d'ailleurs dans le sens normal dexiotropique.

Les clivages suivants sont normaux : j'ai décrit plus haut ceux de $2a^{211}$-$2d^{211}$ et $2a^{212}$-$2d^{212}$ dexiotropiques ; ceux de $2a^{121}$-$2d^{121}$ et de $2a^{122}$-$2c^{122}$ læotropiques ; puis ceux de $2a^{2111}$, $2c^{2111}$, $2d^{2111}$ et $2a^{2112}$-

TROCHUS	AMPHITRITE ARENICOLA	PODARKE	ISCHNOCHITON	CAPITELLA	NEREIS	CREPIDULA	PLANORBIS
$1a^{211}$....	$1a^{211}$....	$1a^{211}$....	$1a^{211}$....	$1a^{211}$....	....	$1a^{21}$....	$1a^{21}$....
$1a^{212}$....	$1a^{212}$....	$1a^{212}$....	$1a^{212}$....	$1a^{212}$....	$1a^{212}$....		
$1a^{221}$....	$1a^{221}$....	$1a^{221}$....	$1a^{221}$....	$1a^{221}$....	$1a^{221}$....	$1a^{22}$....	$1a^{22}$....
$1a^{222}$....	$1a^{222}$....	$1a^{222}$....	$1a^{222}$....	$1a^{222}$....	$1a^{222}$....		
....	....	....	$1a^{1221}$...	....	....	....	....
....	....	$1a^{1222}$...	$1a^{1222}$...	....	....	....	....
$2a^{111}$....	$2a^{111}$....	....	$2a^{111}$....	....	....	$2a^{1111}$... $2a^{1112}$...	....
$2a^{112}$....	$2a^{112}$....	$2a^{112}$....	$2a^{112}$....	....	....	$2a^{1121}$... $2a^{1122}$...	....
$2a^{12111}$...	$2a^{121}$....	$2a^{121}$....	....	....	....	....	....
$1b^{211}$....	$1b^{211}$....	$1b^{211}$....	$1b^{211}$....	$1b^{211}$....	....	$1b^{21}$....	$1b^{21}$....
$1b^{212}$....	$1b^{212}$....	$1b^{212}$....	$1b^{212}$....	$1b^{212}$....	$1b^{212}$....		
$1b^{221}$....	$1b^{221}$....	$1b^{221}$....	$1b^{221}$....	$1b^{221}$....	$1b^{221}$....	$1b^{22}$....	$1b^{22}$....
$1b^{222}$....	$1b^{222}$....	$1b^{222}$....	$1b^{222}$....	$1b^{222}$....	$1b^{222}$....		
....	....	....	....	....	....	....	$1b^{1211}$...
....	....	....	$1b^{1221}$...	....	....	....	....
....	....	$1b^{1222}$...	$1b^{1222}$...	....	....	....	....
$2b^{111}$....	$2b^{111}$....	....	$2b^{111}$....	....	....	$2b^{1111}$... $2b^{1112}$...	$2b^{111}$....
$2b^{112}$....	$2b^{112}$....	$2b^{112}$....	$2b^{112}$....	....	....	$2b^{1121}$... $2b^{1122}$...	$2b^{112}$....
$2b^{12111}$...	$2b^{121}$....	$2b^{121}$....	....	....	....	....	$2b^{121}$....
....	....	....	....	....	....	$2b^{1221}$...	$2b^{122}$....
....	....	....	....	....	....	....	
....	....	....	....	....	....	....	$2b^{211}$....
....	....	....	....	....	....	....	$2b^{212}$....
$1c^{211}$....	$1c^{211}$....	$1c^{211}$....	$1c^{211}$....	$1c^{21}$....	....	$1c^{2}$....	
$1c^{212}$....	$1c^{212}$....	$1c^{212}$....	$1c^{212}$....		$1c^{212}$....		
$1c^{221}$....	$1c^{221}$....	$1c^{221}$....	$1c^{221}$....	$1c^{221}$....	$1c^{221}$....		....
$1c^{222}$....	$1c^{222}$....	$1c^{222}$....	$1c^{222}$....	$1c^{222}$....	$1c^{222}$....		
....	....	....	$1c^{1221}$...	....	....	....	....
....	....	$1c^{1222}$...	$1c^{1222}$...	....	....	....	....
$2c^{111}$....	$2c^{111}$....	....	$2c^{111}$....	....	....	$2c^{1111}$... $2c^{1112}$...	....
$2c^{112}$....	$2c^{112}$....	$2c^{112}$....	$2c^{112}$....	....	....	$2c^{1121}$... $2c^{1122}$...	....
$2c^{12111}$...	$2c^{121}$....	$2c^{121}$....	....	....	....	....	....
$1d^{211}$....	$1d^{211}$....	$1d^{211}$....	$1d^{211}$....	$1d^{211}$....	....	$1d^{2}$....	....
$1d^{212}$....	$1d^{212}$....	$1d^{212}$....	$1d^{212}$....	$1d^{212}$....	$1d^{212}$....		
$1d^{221}$....	$1d^{221}$....	$1d^{221}$....	$1d^{221}$....	$1d^{221}$....	$1d^{221}$....		
$1d^{222}$....	$1d^{222}$....	$1d^{222}$....	$1d^{222}$....	$1d^{222}$....	$1d^{222}$....		
....	....	....	$1d^{1221}$...	....	....	....	....
....	....	....	$1d^{1222}$...	....	....	....	....
25	25	25	30	15	12		

Éléments constitutifs du voile

$2d^{2112}$ læotropiques, de $2a^{1211}$, de $2c^{1211}$, $2a^{1212}$, $2b^{1212}$, $2c^{1212}$ et $2c^{1222}$ dexiotropiques.

Une exception est à citer dans la division des *tip cells* ; le clivage de $2a^{11}$ est normal, mais celui de $2b^{11}$ est presque transversal et celui de $2c^{11}$, un peu læotropique, c'est à dire inversé. Cela est dû à une tendance à la symétrie bilatérale : $2b^{11}$, très voisine du

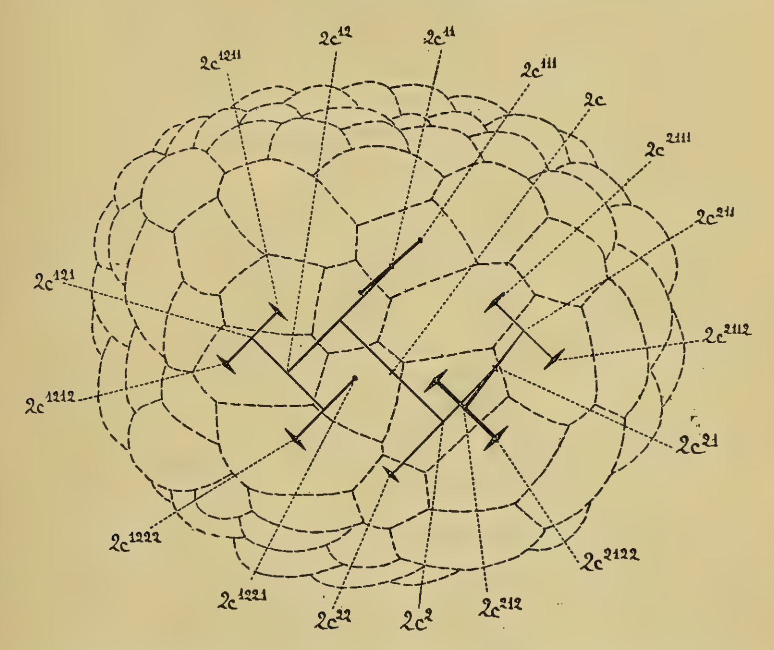


Fig. XVII. — Stade 118 du Troque. Projection des fuseaux successifs du deuxième quartette dans le quadrant *C*, sur un plan parallèle à l'axe des pôles. Figure obtenue dans les mêmes conditions que celle du quadrant *D* dans la Figure XI. On y remarque une seule inversion vraie, celle de $2c^{11}$; l'inversion de la division de $2c^{21}$ n'est qu'apparente (*cf.* fig. XI, $2d^{21}$ et $2a^{21}$). Les petits fusaux, qui terminent certaines lignes pleines, indiquent les divisions que j'ai observées dans la suite.

plan sagittal cherche à se diviser symétriquement par rapport à lui ; $2c^{11}$, symétrique de $2a^{11}$, tend à se cliver d'une façon symétrique.

Les petites cellules $2a^{22}$-$2d^{22}$, comprimées par leurs voisines à la lèvre du blastopore, se divisent presque radialement.

Le diagramme XVII, obtenu comme la fig. XI en projetant les fuseaux successifs du quadrant *C* sur un plan tangent à l'embryon et

parallèle à l'axe des pôles, montre la perpendicularité des fuseaux successifs du deuxième quartette.

Des irrégularités se manifestent dans le quadrant *D*, surtout dans les dérivés de $2d^{12}$; ainsi $2d^{122}$ se divise dexiotropiquement, ce qui est irrégulier, puis $2d^{1222}$ dans le même sens : il y a alors eu trois clivages successifs dexiotropiques dans ces éléments. Les clivages de $2d^{1221}$, $2d^{2121}$, $2d^{2122}$, læotropiques, ainsi que ceux de $2d^{111}$, $2d^{112}$, læotropiques et de $2d^{1111}$ dexiotropique sont au contraire normaux.

Il faut remarquer que les divisions sont plus précoces dans ce quadrant postérieur que dans les autres : j'y ai observé en effet plusieurs divisions dont je n'ai pas vu les correspondantes dans les autres quadrants. A partir du stade 72, les dérivés de *2d* ont donc une histoire un peu spéciale ; ils sont moins réguliers et plus nombreux que les autres dérivés du deuxième quartette.

J'ai déjà montré, à propos du stade 108, combien les rapports étaient grands, malgré la différence de taille des éléments, entre *Trochus* et *Crepidula*, où l'on connaît la formation de onze cellules par quadrant : même formation, mêmes premières divisions, inversion de sens de la division au même stade sinon dans les mêmes cellules. Le sens du clivage des *tip cells* est un peu variable chez *Crepidula* ; mais le plus souvent il y a inversion dans la cellule $2c^{11}$ comme chez le Troque (Conklin, **1897**, p. 115). J'ai déjà parlé du rôle de ces éléments dans la formation du voile. Même différenciation du quadrant *D*, où $2d^{11}$ se divise avant ses congénères et dont les descendants se multiplient d'une façon précoce et irrégulière.

M. Conklin a insisté (p. 119) sur la ressemblance qui existe entre *Crepidula* et *Umbrella*, où M. Heymons (**1893**) a vu se former aussi onze cellules par quadrant dans le deuxième quartette. La direction des clivages et la dimension relative des éléments sont analogues ; pourtant la division des cellules $2a^{12}$-$2d^{12}$ et $2a^{21}$-$2d^{21}$ est plutôt radiale, et l'on ne voit pas nettement l'inversion signalée chez les deux animaux précédents. Les clivages suivants sont alors transversaux. La division

des *tip cells* n'est pas figurée, et l'on ne sait si le quadrant D est différent des autres.

J'ai déjà montré, à propos du stade 44, les rapports très étroits qu'il y a entre le Troque et la Néritine (BLOCHMANN, **1882**). En admettant les corrections de M. CONKLIN, tout est identique ; on retrouve même, bien que moins nettement, l'inversion dans le clivage des cellules $2a^{21}$-$2d^{21}$ et le passage dans le voile des cellules $2a^{11}$- et $2c^{11}$. Comme chez le Troque et *Crepidula*, $2d^{11}$ se divise avant ses congénères ; son clivage est plutôt radial que dexiotropique comme il devrait l'être ; c'est une légère différenciation du quadrant postérieur qui s'indique.

M. CARAZZI (**1900**-*a*) n'a fait connaître chez l'Aplysie que six cellules par quadrant ; les différences sont ici un peu plus grandes. Excepté les *tip cells* qui sont plus petites que les autres, tous ces éléments sont à peu près de même taille. Les clivages de $2a^1$-$2d^1$, $2a^2$-$2d^2$ sont presque radiaux, un peu læotropiques pour les premiers. Les suivants se font dans le même sens, ce qui est irrégulier. Au stade où les observations ont pris fin, il n'y avait pas encore de différence entre les quadrants.

La ressemblance est moindre encore avec *Ischnochiton*. On y retrouve pourtant les mêmes débuts et l'inversion dans le clivage de $2a^{21}$-$2d^{21}$ (HEATH **1899**, fig. 30, pl. XXXIII). Mais, dès leur formation, les cellules $2a^{22}$-$2c^{22}$, si petites chez le Troque, sont au contraire plus volumineuses que leurs voisines. Aussi se divisent-elles d'une façon précoce et répétée, tandis que notre animal ne nous a montré qu'une seule division bien tardive. Le sens des clivages est irrégulier; comme je n'en ai pas vu les homologues chez le Troque, il ne me semble pas utile d'y insister. Cette importance particulière des cellules $2a^{22}$-$2c^{22}$, pourrait être due, comme l'admet M. HEATH (p. 608) à ce que la formation du stomodæum, à laquelle participent largement ces éléments, est plus tardive chez *Crepidula* et *Trochus* que chez *Ischnochiton*. La distinction du quadrant D s'indique plus tôt que chez le Troque ; $2d^{22}$ est beaucoup plus petite que ses congé-

nères; $2d^{11}$ se divise avant les autres et ses dérivés se subdivisent ensuite rapidement. Il y a quelques irrégularités dans les autres clivages du quadrant postérieur.

Les différences s'accentuent chez les Lamellibranches. Ici la spécialisation de *2d* se montre dès l'apparition de cette cellule : elle est sensiblement plus volumineuse que ses congénères et ses divisions sont toutes spéciales. Chez *Dreissensia,* les trois premières sont normales, mais les suivantes tendent à la symétrie bilatérale. M. Meisenheimer (**1901**) a suivi leur histoire jusqu'à la formation de quatorze dérivés. Il n'a vu au contraire qu'une seule division, d'ailleurs régulière, dans les autres quadrants. Chez *Unio, 2d* a une destinée très semblable; elle est aussi très volumineuse, se divise plus tôt et plus vite que les autres éléments du deuxième quartette; ses clivages finissent aussi par devenir bilatéraux. Il y a là une telle spécialisation qu'il ne paraît pas fort instructif de discuter le détail des phénomènes. Il s'ajoute encore une différence importante chez *Unio* : $2a^{211}$ s'enfonce dans la cavité de segmentation et y subit une série de divisions bilatéralement symétriques, pour produire enfin du mésoderme larvaire. M. Lillie (**1895**, p. 38) rattache la différenciation précoce de cet élément à l'extrême abondance de muscles unicellulaires chez cet animal, et à la présence du grand muscle larvaire spécial de la larve *Glochidium.* Les deux divisions connues dans chacun des autres quadrants sont normales.

Une différenciation tout aussi accentuée de l'élément *2d* s'observe chez la plupart des Annélides. M. Wilson (**1892**) l'a vu subir chez *Nereis* deux divisions normales, puis une troisième radiale; mais à partir de la formation de la cellule $2d^{112}$, c'est-à-dire un peu plus tôt que chez les Acéphales, les divisions deviennent bilatérales. J'ai fait remarquer plus haut que cette même cellule $2d^{112}$ semblait bien chez le Troque montrer une tendance à se diviser d'une façon symétrique bilatéralement : c'est un rapprochement intéressant avec les Annélides. Les cellules $2a^{22}$-$2c^{22}$ sont chez *Nereis* bien plus volumi-

neuses que chez le Troque et prennent une part importante à la formation des lèvres du blastopore.

Les travaux de M. Mead (**1897**) ont montré une profonde ressemblance entre la formation et les destinées des trois *tip cells* antérieures de *Amphitrite* et de *Trochus*. Les cellules $2a^{121}$-$2c^{121}$ passent tout entières dans la prototroque, comme nous le savons. Même prédominance que chez *Nereis* de l'élément postérieur *2d* dont l'histoire est tout à fait semblable ; le clivage bilatéral y apparaît dans les mêmes cellules et au même stade.

Chez l'Arénicole (Child, **1900**), il en est absolument de même pour les dérivés de *2d*. Nous savons que les éléments qui entrent dans le voile sont les mêmes que chez *Amphitrite*. Chez *Capitella* (Eisig, **1898**), même chose encore pour le quadrant postérieur ; on ne connaît qu'une division du deuxième quartette dans les autres.

Par une exception fort curieuse, chez *Lepidonotus* (Mead, **1897**) et chez *Podarke* (Treadwell, **1901**) *2d* ne se distingue pas, tout d'abord, de ses congénères : chez ce dernier, c'est seulement lors de sa seconde division que la petitesse de la cellule $2d^{22}$ fait reconnaître le quadrant postérieur ; mais à partir de ce moment, les irrégularités commencent. Les cellules $2a^{22}$-$2c^{22}$ ont une tendance à se diviser plus vite que les autres éléments du deuxième quartette dans les quadrants antérieurs.

En somme, dans tous ces exemples, la formation du deuxième quartette se fait partout de la même manière, seulement, d'une façon générale, les différences entre animaux sont plus considérables qu'elles ne l'ont été pour le premier quartette. Mais il faut songer que le deuxième donnera naissance plus tard, comme nous le verrons, à la majeure partie de l'ectoderme du corps en arrière de la bouche. Que l'on compare la forme extérieure du corps et les organes ectodermiques du Troque avec ceux de l'Ombrelle, d'un Lamellibranche ou d'un Annélide et l'on ne sera pas surpris que les éléments qui produiront des parties si dissemblables aient une histoire assez différente.

On aura au contraire tout lieu d'être étonné des ressemblances qu'on ne laisse pas d'y apercevoir.

B. Troisième quartette.

Je n'ai vu du troisième quartette que la production de quatre éléments dans les quadrants *A*, *C*, *D*, et de trois seulement dans le

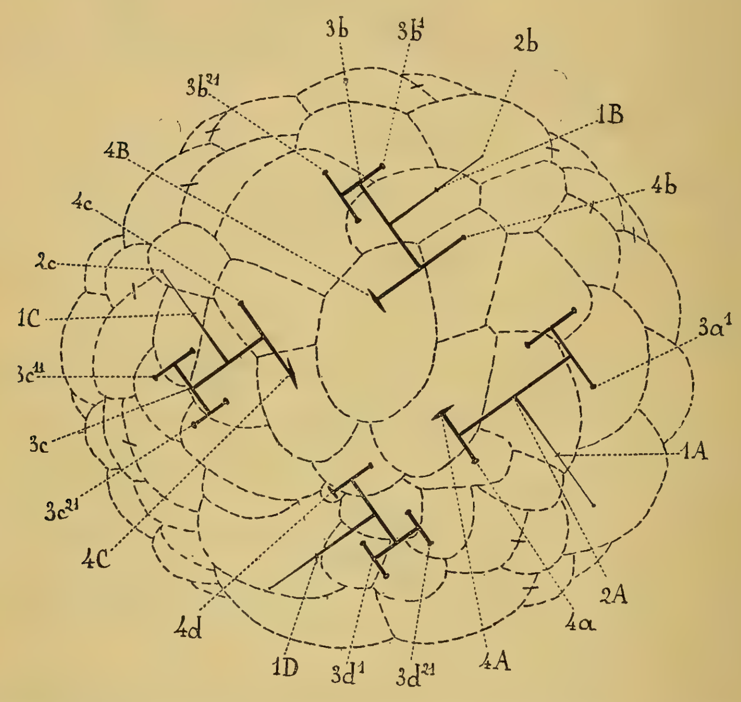


Fig. XVIII. — Stade 118 du Troque vu par le pôle végétatif. Projection des fuseaux successifs, à partir de la formation du deuxième quartette, sur un plan équatorial. Les petits fuseaux placés dans les cellules *4A*, *4B* et *4C* annoncent la formation du cinquième quartette.

quadrant antérieur *B*. Je rappelle que ce quartette a apparu par voie dexiotropique au stade 20 et s'est divisé une première fois en sens læotropique au stade 48, les cellules postérieures *3c* et *3d* ayant tendance à se diviser les premières. Puis, au stade 89, nous avons vu la division dexiotropique de $3a^2$-$3d^2$, suivie de celle de $3c^1$ puis de $3d^1$. La cellule antérieure $3a^1$ ne se divise qu'au stade 145, $3b^1$ plus

tard encore, sans doute. Tous ces clivages sont égaux, les groupes formés par les cellules postérieures, *3c* et surtout *3d*, étant sensiblement plus petits que les antérieurs. Le diagramme XVIII, obtenu comme le diagramme XV en projetant les fuseaux successifs sur un plan perpendiculaire à l'axe des pôles, indique la direction des fuseaux dans la formation et la division des troisième et quatrième quartettes. On remarquera que la loi de perpendicularité est exactement observée sauf pour le fuseau de la cellule *4C*.

Chez *Crepidula* (CONKLIN, **1897**), où l'apparition de ce quartette se fait de la même manière, toutes les divisions de *3c* et *3d* sont bilatérales, sauf peut-être la première, qui est de sens variable dans *3d* et forme transition entre le type bilatéral et le type spiral du clivage. Les cellules supérieures se divisent avant les inférieures, à l'inverse de ce qui se passe chez le Troque; cela peut être dû à ce qu'elles sont plus volumineuses. Les éléments postérieurs se divisent toujours avant les antérieurs.

Nous avons vu M. CONKLIN (**1897**, p. 125) retrouver chez la Néritine une première division radiale du troisième quartette, puis une deuxième, entièrement bilatérale, dans les cellules supérieures.

L'*Ombrelle*, dit M. CONKLIN (Ibid.), ressemble étonnamment (*wonderfully*) à *Crepidula*; pourtant le premier clivage y est presque radial et par suite le second presque transversal.

On ne connaît chez l'Aplysie qu'une première division radiale du troisième quartette, puis une deuxième transversale dans $3c^1$ et $3d^1$ (CARAZZI, **1900**-*a*).

Chez *Ischnochiton* (HEATH, **1899**) le troisième quartette a une importance inusitée; ses éléments sont énormes, bien plus gros que ceux du deuxième quartette et que les macromères. Cette grande taille amène naturellement des divisions nombreuses et précoces; la première est normale, mais les suivantes sont alternativement transversales et radiales. On observe comme chez *Crepidula* une tendance des éléments supérieurs et postérieurs à se diviser avant les autres.

La même dimension exagérée du troisième quartette s'observe aussi chez *Chiton* (Metcalf, **1893**), et les deux divisions successives qui en sont connues sont l'une radiale et l'autre transversale.

Parmi les Annélides, on ne connaît qu'une seule division du troisième quartette chez *Nereis* et chez *Amphitrite*. Chez *Capitella* M. Eisig (**1898**), n'a signalé qu'un clivage presque transversal de *3a-3d*. A signaler chez *Podarke* (Treadwell, **1901**) l'apparition des divisions bilatérales dès la deuxième division du troisième quartette. Je ne vois à indiquer chez l'Arénicole (Child, **1900**) que la tendance habituelle des éléments postérieurs à se diviser avant les antérieurs.

Le Troque nous montre donc un troisième quartette plus typique que celui de la plupart des autres animaux, puisque toutes les divisions observées y ont leur direction normale et que la bilatéralité ne s'indique que d'une façon très vague par les dimensions plus réduites des groupes de cellules des quadrants postérieurs et peut-être aussi par les fuseaux que j'ai signalés dans les éléments $3b^{22}$ et $2a^{21}$. Il se montre assez exceptionnel en ce que toujours les cellules inférieures de chaque quadrant se divisent les premières, alors que c'est l'inverse chez les autres animaux étudiés.

C. Nombre de quartettes ectodermiques.

Avec ce troisième quartette, nous avons épuisé la série des éléments constitutifs de l'ectoderme. Je crois en effet pouvoir affirmer formellement qu'aucune cellule provenant des quartettes suivants ne passe dans le feuillet externe. Le fait semble être général, et les exceptions qui y ont été indiquées ne me paraissent nullement concluantes.

Les observations anciennes de M. Bobretzky (**1877**) chez *Nassa* et *Fusus*, faites bien antérieurement à l'époque où l'on a commencé à attacher quelque importance à l'étude détaillée de la segmentation, ne sauraient faire foi, surtout depuis que M. Conklin (**1897**, p. 61) a vérifié l'exactitude de la loi chez des formes voisines comme *Ilyanassa* et *Urosalpinx*. M. Mc. Murrich (**1886**), a cru aussi à l'exis-

tence, chez *Fulgur*, de plus de trois générations d'ectomères ; mais les recherches de M. Conklin (**1897**, p. 62) sur le même animal lui ont permis de prouver que M. Mc Murrich s'était trompé et que la segmentation de cet animal était merveilleusement (*marvellously*) semblable à celle de *Crepidula*.

D'autres exceptions non moins douteuses ont été mises en avant par M. Salensky (**1887**) chez le Vermet, et par v. Erlanger (**1892**), chez la Bythinie, mais ces deux auteurs n'ont pas suivi le détail de la segmentation.

M. Fujita (**1895**), dans une note sur *Siphonaria*, note que M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 94) qualifie de « *breve e informe* », admet aussi quatre générations successives d'ectomères. Mais M. Carazzi me paraît avoir tout à fait raison de penser que M. Fujita prend pour un nouveau quartette les trochoblastes nés par division du premier quartette. Il ne semble pas, en effet, avoir vu les fuseaux de division qui seuls permettent une interprétation certaine.

On peut adresser la même objection à M. Viguier qui (**1898**, p. 50), chez *Tethys*, croit aussi à quatre générations d'ectomères. « Je n'ai point, il est vrai, reconnaît-il, observé les fuseaux de cette division ; mais l'excentricité du noyau des macromères, avant, et la position des cellules a_4, b_4, après, ne sauraient guère laisser de doute. » La position excentrique du noyau des macromères peut fort bien s'expliquer par ce fait qu'ils viennent de donner naissance au troisième quartette : remarquez surtout le voisinage des cellules D_1 et d_3 dans la figure 18, planche VIII; de plus, la position rigoureusement superposée des blastomères a_4-d_4 aux macromères (fig. 20, même planche) rend peu probable qu'ils proviennent les uns des autres. D'après leurs rapports ces cellules semblent plutôt dériver des cellules $2a^2$-$2d^2$ ($=a_2$-d_2) par clivage læotropique. C'est ce que j'ai déjà admis plus haut (diagrame VIII, p. 352) et c'est aussi à cette conclusion qu'est arrivé M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 94) dans sa sévère critique de l'observation de M. Viguier.

Enfin M. Meisenheimer (**1896**, p. 434) pense aussi qu'il peut y avoir

quatre et même cinq générations d'ectomères. Ses doutes proviennent de ce qu'il n'est pas parvenu chez la Limace à suivre les destinées du quatrième quartette, de sorte qu'il se demande si les cellules *4a-4c* (ses $a^{7 \cdot 2}$-$c^{7 \cdot 2}$) ne prennent pas part à la formation de l'ectoderme au lieu de s'enfoncer plus tard dans l'intérieur de la gastrula. Mais ses figures 28 et 29, planche XXI, montrent clairement la parfaite similitude d'origine et de position de ces éléments avec leurs homologues chez les autres Gastéropodes, et il n'y a aucune raison pour supposer qu'ils aient une destinée différente. Plus récemment (**1901**, p. 20), M. Meisenheimer, tout en ne trouvant pas plus de trois générations d'ectomères chez *Dreissensia*, tout en faisant même ressortir l'insuffisance des observations de MM. Fujita et Viguier sur ce point, a émis encore des doutes sur la généralité du fait en question.

Certes le doute est toujours permis en pareille matière, mais il faut reconnaître que, jusqu'à ce jour, aucune observation absolument concluante n'a démontré l'existence de plus de trois quartettes d'ectomères dans la segmentation des Mollusques et des Vers. Il est très remarquable que ces trois générations aient déjà été observées et décrites par H. Fol en **1876** (p. 115-116) chez les Hétéropodes : « Les sphérules nutritives, dit-il [les macromères] de leur côté, continuent aussi à se diviser, mais d'une autre manière. Jusqu'à présent elles avaient donné successivement naissance à trois générations de cellules plus petites qu'elles-mêmes et qui se trouvaient placées toutes sur l'hémisphère formative [*sic*] de l'ébauche embryonnaire. Maintenant, au contraire, c'est entre elles, c'est-à-dire au pôle nutritif qu'elles donnent naissance à de petites cellules [nos quatrième et cinquième quartettes]. Ces dernières ne font pas, comme les premières, saillie au dehors. Elles se trouvent, au contraire, sur un plan un peu plus profond que les cellules nutritives dont elles se détachent et produisent de la sorte une légère excavation au milieu de la face nutritive : le premier commencement de l'invagination primitive. » Cet excellent observateur a donc parfaitement remarqué la différence de valeur des trois premiers quartettes d'avec les suivants,

et jusqu'à nouvel ordre je crois que l'on peut considérer ce fait comme général.

D. Organes dérivés des deuxième et troisième quartettes.

a. Blastopore et stomodœum.

Il ne peut être question de blastopores avant le moment où l'ectoderme est entièrement séparé des autres feuillets, c'est-à-dire avant la formation du troisième quartette. Mais dès l'apparition de ce dernier, au stade 20, on peut considérer comme blastopore la ligne limitant la surface que ne recouvre pas l'ectoderme. A ce moment le feuillet externe revêt à peine les deux tiers de l'embryon, et la majeure partie des macromères apparaît à l'extérieur. Le blastopore présente alors la forme d'un quatrefeuille, comme la partie visible des macromères (fig. 28 et 31. pl. XIV). Mais à mesure que les éléments de l'ectoderme se multiplient, ils gagnent de proche en proche vers le pôle végétatif, entourant de plus en plus les gros éléments inférieurs. Le blastopore ne perd pas pour cela sa forme particulière, parce que les éléments du troisième quartette s'avancent vers le pôle inférieur en suivant les sillons séparatifs des macromères ; ce mouvement tend seulement à rétrécir les lobes du quatrefeuille (fig. 37, 40, pl. XV). A partir de la fig. 37, le blastopore est, sur mes planches, serti d'une large ligne noire. Vers le stade 64, il a pris un peu la forme d'une croix grecque, légèrement dissymétrique, dont les cellules $3a^2$-$3d^2$ occuperaient les angles. Au stade 81 (fig. 49, pl. XVI), en même temps que la surface totale de cette croix diminue, sa branche postérieure surtout se réduit notablement par suite de la disparition progressive de la cellule *4d* dans l'intérieur de la gastrula et du rapprochement consécutif des éléments qui la recouvrent.

Vers le stade 89 (fig. 54, pl. XVI), le blastopore affecte à peu près la forme d'un trèfle : sa branche postérieure a presque disparu. La région postérieure de cette surface se réduit donc plus vite que l'antérieure, c'est-à-dire que le blastopore se ferme plus vite en arrière qu'en avant.

Ensuite les branches antérieures elles-mêmes se rétrécissent latéralement (fig. 60, pl. XVI) parce que les cellules *4a-4c* disparaissent à leur tour dans la profondeur, et, comme *4a* s'enfonce un peu plus vite que les autres, c'est la branche située à la gauche du futur animal qui diminue la première. Cela est bien visible au stade 118 (fig. 64, pl. XVII), où le blastopore a pris une forme très irrégulière. L'asymétrie s'accentue encore au stade 145 (fig. 68, pl. XVII) ; le blastopore présente alors un aspect vaguement quadrangulaire avec deux pointes plus accentuées, l'une antérieure presque médiane, l'autre moins nette en avant et à droite de l'animal. Ces pointes ne tardent pas à se rétrécir et à disparaître, il reste alors une sorte de losange ou plutôt d'octogone, car les côtés de la figure quadrangulaire sont brisés en face de la jonction des cellules $3a^{21}$ et $3a^{22}$, $3b^{21}$ et $3b^{22}$, etc. Plus tard encore, cette figure devient un hexagone par concrescence des deux côtés postérieurs (fig. 75, pl. XVIII et diagramme XIX).

Puis l'orifice se réduit à un pore extrêmement étroit et se ferme enfin complètement. Vers la 18e heure, une invagination est bien visible au point même où le blastopore vient de se fermer : c'est la bouche définitive et l'œsophage qui apparaissent.

Comme on le voit, c'est surtout l'enveloppement progressif des cellules endodermiques qui produit chez le Troque un embryon comparable à une gastrula; celle-ci serait donc épibolique. Mais il y a cependant une trace d'invagination. J'ai déjà indiqué que les grandes cellules *4d*, puis *4a*, *4b* et *4c* s'enfonçaient dans l'embryon, et le stade 145 montre une invagination manifeste des macromères, surtout de *4D*, dont une très petite portion reste seule visible de l'extérieur. Ces éléments semblent chercher à pénétrer entre leurs voisins du quatrième quartette. Il y a là un souvenir visible d'invagination, et la gastrula du Troque participe, tout comme celle de l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 263) pour ne citer que l'exemple le plus typique, de l'épibolie et de l'embolie, mais bien plus du premier mode que du second. Je crois que la même chose a lieu chez la Néritine ; c'est du

moins ainsi que j'interprète le phénomène curieux signalé par M. Blochmann (**1882**, p. 159-160) et que M. Conklin (**1897**, p. 76 et 161) ne peut s'expliquer. Le consciencieux auteur allemand représente (fig. 61, 63, 64, 65, pl. VIII) ses cellules m_1, m_2, en_b, en_d, en_x, plus ses deux cellules en_a, et en^{1a}, dont l'origine est mal déterminée, pénétrant entre les gros éléments *a, b, c, d,* pour aller se placer sous l'ectoderme du pôle animal, A mon avis, il s'agit là d'une invagination rudimentaire. Le processus d'invagination est bien plus marqué et l'emporte sur l'épibolie chez un grand nombre de types comme *Dreissensia* (Meisenheimer **1901**. p. 25), *Planordis* (Holmes **1900**, p. 425), *Podarke* (Treadwell. **1901**, p. 430, 433), etc.

Quelles cellules prennent part à la formation des lèvres du blastopore ? Ce sont d'abord les éléments du troisième quartette, puis ses dérivés $3a^1$-$3d^1$, $3a^2$-$5d^2$. Dès leur formation $3c^{11}$ et $3d^{11}$ en sont écartées ; $3a^1$ et $3b^1$ en sont exclues vers le stade 97 ; puis vers le stade 118, c'est le tour de $3c^{12}$ et $3d^{12}$. Il n'y reste plus alors que les cellules $3a^{21}$-$3d^{21}$ et $3a^{22}$-$3d^{22}$ (fig. 64, pl. XVII). D'après la division que j'ai vu s'annoncer dans $3a^{21}$ et $3b^{22}$, au stade 145 (fig. 68, pl. XVII), il semblerait que les moitiés inférieures de ces éléments dussent seules rester en contact avec le blastopore. Cet orifice se fermant d'arrière en avant par concrescence de ses bords, $3c^{21}$ et $3d^{22}$ entrent en contact entre elles sur la ligne médiane, puis, la coalescence des lèvres droite et gauche progressant, les cellules $3c^{22}$ et $3d^{21}$ viennent se toucher à leur tour, rejetant ainsi en arrière $3c^{21}$ et $3d^{22}$. C'est du moins ainsi que je m'explique le passage de la figure du stade 145 (fig. 68, planche XVII) à celle du stade de treize heures (fig. 75, pl. XVIII) ; voyez la figure XIX. Mais comme je n'ai pas suivi le détail des divisions cellulaires, il est fort possible qu'il y ait eu un ou plusieurs clivages radiaux et que ce soient seulement des dérivés inférieurs des cellules correspondantes qui subissent ces phénomènes.

Quant au deuxième quartette, en comparant mes figures 43, planche XV, 49 et 60, planche XVI, et 64, planche XVII, on verra que les éléments $2a^{12}$-$2d^{12}$, puis leurs dérivés $2a^{122}$-$2d^{122}$ et enfin $2a^{1222}$-$2d^{1222}$,

qui faisaient d'abord partie de la lèvre du blastopore, en sont exclues par le rapprochement progressif qui se produit entre $3a^{22}$ et $2a^{22}$, $3b^{22}$ et $2b^{22}$, $3c^{22}$ et $2c^{22}$, $3d^{22}$ et $2d^{22}$, ce dernier étant plus tardif que les autres. Après le stade 118 (fig. 64, pl. XVIII), il ne reste plus à la lèvre du blastopore que $2a^{22}$-$2d^{22}$, dont les produits supérieurs $2a^{221}$-$2d^{221}$ en sont immédiatement écartés.

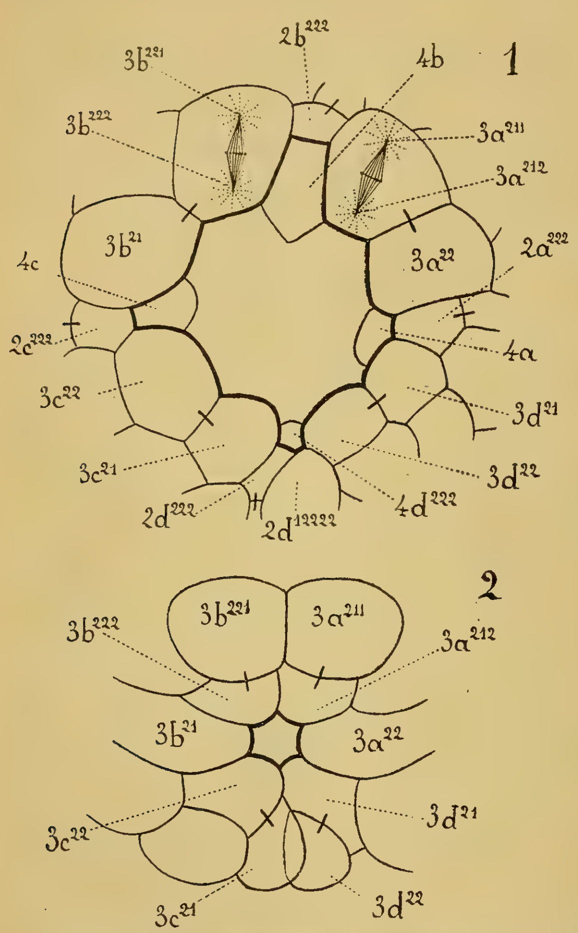


FIG. XIX. — Blastopore du Troque. — 1. au stade 145. — 2. au stade de treize heures.

Quel est le sort ultérieur de ces divers blastomères ? Je ne puis le dire avec certitude. Il se pourrait que même ces dernières cellules, tout en étant d'abord rejetées hors du blastopore, fussent en fin de compte entrainées à s'invaginer à son intérieur. Je ne le pense pas cependant et, pour $2d^{221}$ tout au moins, je crois pouvoir le nier. La destinée des autres petits éléments $2a^{222}$-$2d^{222}$ est encore plus douteuse; qu'ils cessent de faire partie plus tard de la lèvre du blastopore par

suite de la coalescence des cellules du troisième quartette, cela est certain, mais comment se fait cette coalescence ? a-t-elle lieu en dedans de ces éléments de façon à les rejeter vers l'extérieur, ou au contraire se produit-elle en dehors d'eux de manière qu'ils s'invaginent dans la gastrula, c'est ce que je ne puis décider d'une façon certaine. Pourtant d'après la disposition des cellules au stade 145, surtout de $2d^{222}$, je croirais plutôt qu'il sont entraînés dans l'invagination. De la sorte les deux petits éléments $2d^{222}$ et $2d^{221}$ seraient séparés l'un de l'autre, le premier étant englouti dans le blastopore, le second étant rejeté vers la future extrémité postérieure de l'animal, par la coalescence en avant de lui des cellules latérales $2d^{21222}$ et $2d^{12222}$ ou de leurs dérivés. Il semble ainsi s'introduire entre les deux moitiés de $2d^{22}$ un groupe de cellules, nées des descendants latéraux de $2d$, qui se rapprochent de la ligne médiane et finissent par s'y fusionner derrière le blastopore et devant $2d^{221}$.

Tout cela rappelle assez bien ce qu'ont décrit MM. Wilson, chez *Nereis*, Eisig chez *Capitella*, Heath chez *Ischnochiton*, mais surtout ce dernier. La figure 35, planche XXXIII, de M. Heath (**1899**) a les plus grands rapports avec ma figure 68, planche XVII : même forme quadrangulaire du blastopore, dont les angles sont occupés par les petites cellules $2a^{222}$-$2d^{222}$; même disposition des cellules du troisième quartette, sauf pourtant que $3c^{21}$ et $3d^{22}$ sont subdivisées transversalement chez *Ischnochiton*[1]. Les petites cellules du deuxième quartette sont appelées par M. Heath *second quartette stomatoblasts* (p. 606, 610, 617) ; elles prennent part à l'invagination. Il en est de même (p. 618) des cellules $3a^{21}$-$3d^{21}$, $3a^{22}$-$3d^{22}$ (*third quartette stomatoblast*, p. 612) tout au moins des antérieures ; car les postérieures paraissent s'invaginer peu ou point et se borner à entrer en contact sur la ligne médiane. Il y a donc concrescence des lèvres du blastopore, en arrière. A part l'invagination des éléments

[1] A signaler ici chez M. Heath une légère incertitude de nomenclature ; la cellule désignée par $3d^{21}$ dans la figure 39 est appelée $3d^{22}$ dans la figure 32. C'est $3d^{21}$ qu'il faut lire pour établir la comparaison avec le Troque.

du troisième quartette que je n'ai point vue, mais qui existe peut-être chez mon animal, tout est semblable chez le Troque et chez *Ischnochiton*.

M. HEATH (p. 621-622) a montré lui-même la ressemblance qui existe entre ce dernier et *Chiton* sous le rapport du blastopore. La figure 26, planche XVI, de M. METCALF (**1893**) peut se comparer à la figure 35 de M. HEATH, sauf que les cellules $3a^2$-$3d^2$ ($=v$-$^7v^7$) n'y sont pas encore divisées ; mais ce clivage est fait dans la figure 28.

M. WILSON trouve aussi chez *Nereis* (**1892**, p. 405) un blastopore quadrangulaire, dont les angles sont occupés par des dérivés du deuxième quartette et les côtés par *3a-3d* ou leurs descendants. En arrière, les éléments du mésoderme (qui ici se divise quelque temps à la surface) font aussi partie tout d'abord de la lèvre du blastopore. Parmi les dérivés du deuxième quartette, les cellules $2a^{22}$-$2c^{22}$ (*stomatoblasts*, p. 414 et $2d^{22}$ ($=x^{12}$) y restent seuls plus tard. La destinée de toutes ces cellules n'est pas élucidée entièrement. M. WILSON a vu ses stomatoblastes se multiplier, tendre à entourer le blastopore en en excluant le mésoderme (p. 417) et s'invaginer au moins en grande partie (fig. 84,-88, pl. XX). Il ne sait si les éléments du troisième quartette s'invaginent (p. 418). Quant aux éléments superficiels nés du mésoderme, qui constituent « l'aire pigmentaire », ils sont ensuite écartés notablement du blastopore par la concrescence entre ces deux régions des descendants latéraux de *2d*, qui se produit ici comme chez le Troque.

M. EISIG, chez *Capitella* (**1898** p. 10 et 42), appelle *Œsophagoblasten* les cellules *2a-2c*, qu'il a vues, dit-il, se diviser deux fois. Ces éléments s'enfonceraient les premiers dans l'embryon sans passer par le blastopore (p. 43) et donneraient la paroi ectodermique de l'intestin antérieur. Le rôle de $2d^{22}$ ($=x^{12}$) n'est pas décrit. La lèvre du blastopore elle-même est formée par des cellules (*Stomatoblasten*) qui dérivent probablement du troisième quartette (p. 48, 115), et constituent la bouche définitive quand elle se forme après la fermeture du blastopore.

Amphitrite, d'après la figure 52, planche XIII de M. MEAD (**1897**), présente un blastopore en croix grecque dont les angles sont occupés par des cellules du troisième quartette et les extrémités par des dérivés du deuxième, mais le détail de ces éléments n'est pas décrit. Sur la figure 42, même planche, on reconnaît autour du blastopore les cellules : $3a^{2}$-$3d^{2}$, $2b^{22}$, $2c^{22}$, $2d^{22}$ (la cellule $2a^{22}$ qui semble éloignée ici du blastopore, y touche dans la figure voisine 43), $2a^{122}$, $2b^{122}$, $2c^{122}$, $2d^{1222}$ et $2d^{1221}$; tous ces éléments, sauf le dernier, font partie au moins pendant un certain temps de la lèvre du blastopore du Troque. M. MEAD remarque lui-même (p. 246) que les cellules $2a^{2}$-$2c^{2}$ de *Amphitrite* sont dans la même position que les stomatoblastes de M. WILSON.

D'après M. TREADWELL, (**1901**, p. 434 et 420), chez *Podarke* les cellules $2d^{222}$ et $2b^{2212}$ seraient entraînées dans l'invagination. Pour la dernière, cela constituerait une différence avec le Troque, mais comme on ne connaît pas autre chose sur le blastopore de *Podarke,* de nouvelles recherches seraient peut-être utiles.

Chez l'Arénicole (CHILD, **1900**, p. 633 et fig. 89, pl. XXIII) le blastopore semble entouré d'abord des mêmes éléments que chez le Troque. Les descendants du deuxième quartette sont plus tard rejetés hors de la lèvre du blastopore, mais on ne sait si quelques-uns d'entre eux ne sont pas entraînés ensuite dans l'invagination (p. 631). Une partie du troisième quartette s'invagine (p. 644). La concrescence des descendants latéraux de *2d* existe et a été minutieusement décrite (p. 623-628).

A en juger par les belles figures de M. HOLMES, qui portent malheureusement bien peu d'explications (**1900**, notamment fig. 18, pl. XVIII [1]), il semble que la lèvre du blastopore soit formée des éléments $3a^{22}$, $3a^{21}$, $3b^{22}$, $3b^{21}$, $3c^{2}$, $3d^{2}$, par les « stomatoblastes » $2a^{22}$, $2b^{22}$, $2c^{22}$, et par $2d^{22}$. Dans la figure 24, pl. XVIII, par suite de divisions radiales du troisième quartette dont deux sont annoncées par des fuseaux chez le Troque au stade 145, il ne reste à la

[1] Dans cette figure, l'indication $3b^{1}$ représente sans doute $3b^{21}$.

partie antérieure de la lèvre du blastopore que les cellules $3a^{212}$ ($=3c^{212}$) $3a^{222}$ ($=3c^{222}$), $3b^{222}$, $3b^{212}$. On assiste dans cette figure à la division de $2b^{22}$ qui rejette en avant $2b^{221}$: comparez la figure 30, planche XIX [1]. Dans la figure 36, planche XIX, les stomatoblastes latéraux $2a^{22}$ et $2c^{22}$ se sont à leur tour divisés, repoussant $2a^{221}$ et $2c^{221}$ hors du blastopore, tout comme chez le Troque ; dans cette figure 36 cependant, la cellule $2c^{221}$ ($=2a^{221}$) paraît encore au contact du blastopore par une faible surface, mais elle en est entièrement séparée sur la figure 38, planche XX. Dans la figure 36 les cellules postérieures du troisième quartette se sont aussi divisées et tous leurs produits sont restés à la lèvre du blastopore. Celui-ci a commencé à se fermer en arrière : $3d^{22}$ et $3c^{22}$ ($= 3a^{22}$) sont déjà en contact entre elles et semblent exclure $2d^{22}$, ce qui serait une différence avec le Troque. M. Holmes a observé encore une division transversale de $3c^{222}$ ($=3a^{222}$) et de $3d^{222}$ que je n'ai pas vue ; la suite n'est pas décrite en détail. En somme, à part l'exclusion de $2d^{222}$ et quelques divisions supplémentaires dont je n'ai pas observé les homologues, le blastopore paraît constitué de la même manière et se fermer de même chez le Planorbe et chez le Troque.

On ne sait pas grand chose du blastopore des autres Mollusques. Même M. Conklin (**1897**, p. 129, et fig. 52, pl. V) ne donne pas de détails sur cet organe chez *Crepidula*. Il se borne à figurer sa forme quadrangulaire et à indiquer que les éléments du troisième quartette en forment les côtés et ceux du second, les angles, mais sans désigner ses éléments constitutifs.

Comme on le voit, le blastopore présente une ressemblance très grande dans tous les types du groupe Mollusques et Vers où il a été étudié complètement, et cela quel que soit le mode de formation de la gastrula, puisque le Troque par exemple possède une gastrula presque uniquement épibolique, tandis qu'elle est purement embolique chez le Planorbe.

[1] Dans cette figure 30, à gauche, les indications $3b^{211}$ et $3b^{2211}$ sont mises pour $3c^{211}$ et $3c^{2211}$ dans la nomenclature de M. Holmes, c'est-à-dire $3a^{211}$ et $3a^{2211}$ dans la mienne.

b Centre formatif postérieur et changement d'axe de l'embryon.

On a noté depuis longtemps chez les Annélides et les Mollusques l'existence d'une région d'active multiplication cellulaire tout près du point qui va devenir l'extrémité postérieure de la larve, et tout le monde est d'accord pour admettre que ce point est pris dans la région qui provient des dérivés de *2d*. Sur un embryon de 228 cellules que j'ai reconstruit, cette région est bien reconnaissable à la petitesse de ses éléments ; elle est située en arrière du blastopore, après une région de cellules plus grandes qui représentent évidemment les dérivés de *3c* et *3d*, et notamment derrière une petite cellule allongée que je crois être $2d^{221}$. Ce serait donc dans les descendants de $2d^{212}$, ou peut-être, plus en avant, dans ceux de $2d^{1121}$ et $2d^{1122}$ qu'il faudrait chercher son origine. C'est parmi les dérivés de ces dernières cellules que M. Child a placé ce point de croissance chez l'Arénicole (**1900**, p. 628). Il est situé comme chez le Troque et chez *Crepidula* (Conklin, **1897**, p. 131) au contact des cellules internes $4d^{122}$ et $4d^{222}$.

La prolifération cellulaire active qui se produit en ce point dans le quadrant *D* joue certainement un très grand rôle dans le changement d'axe qui se manifeste dans l'embryon dès le stade 145. Jusqu'à ce stade, le blastopore se trouvait placé presque exactement au pôle opposé à la rosette apicale; il marquait, si l'on veut, l'extrémité inférieure de l'embryon. Mais dès ce moment, par suite de la fermeture précoce de la région postérieure du blastopore et surtout de la multiplication plus active des cellules du deuxième quartette dans le quadrant *D*, le méridien médian postérieur de l'embryon tend à s'accroître plus vite que l'antérieur. Il en résulte nécessairement que, si l'on suppose l'apex et le champ du voile immobiles, le blastopore devra se déplacer vers la région antérieure de l'embryon. En réalité, ces formations, blastopore et champ du voile, entrent toutes deux en mouvement et marchent à la rencontre l'une de l'autre, et c'est l'apex qui éprouve le déplacement le plus grand, car le blastopore est retenu par les pointes inférieures des cellules du quatrième quartette qui y

sont saillantes au début. Jusqu'au stade 118, l'organe apical reposait sur le point de jonction des cinq cellules *4a, 4b, 4c*, $4d^{12}$, $4d^{22}$. Au stade 145, il repose déjà sur *4b* seulement (fig. 70, pl. XVII et fig. XIII

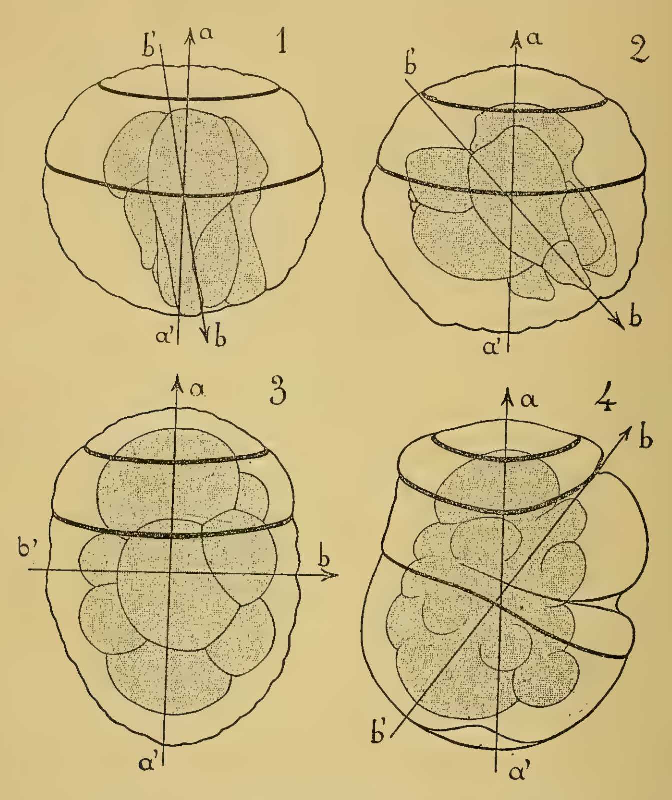


Fig. XX. — Changement d'axe de l'embryon du Troque. — 1. Stade 145. — 2. Stade 228. — 3. Stade de 13 heures. — Stade de 24 heures. — *aa'* axe du champ du voile ; les limites approximatives des cellules vélaires sont indiquées par un double trait noir. — *bb'* axe des éléments invaginés ; *b* étant le blastopore ou la bouche.

p. 385), et le point de jonction des cinq grosses cellules internes répond à peu près, vers l'extérieur, aux blastomères $1d^{1221}$ et $1d^{1212}$.

Dans une larve âgée de dix heures et demie (fig. 73, 74, pl. XVIII, et fig. XX-3), l'apex a progressé de telle sorte que l'anneau formé par les cellules du voile est disposé comme une couronne autour de la cellule *4b*, devenue saillante en avant ; les cellules apicales arrivent

alors à près de 90° de leur position primitive. Comme d'après la convention généralement admise, la tête doit être toujours placée en haut et que l'extrémité céphalique correspond au champ du voile, je ne cesse pas de figurer cet organe en haut, comme s'il était demeuré immobile et si le blastopore s'était seul déplacé. Mais il est bien entendu que dans la réalité, c'est bien plutôt le voile qui a changé de position. Ainsi la ligne des pôles de l'embryon qui coïncidait d'abord avec l'axe de l'endoderme fait maintenant avec lui un angle droit. Le blastopore qui marquait primitivement l'extrémité inférieure de l'embryon occupe maintenant le milieu de la face ventrale, et le point de jonction des grosses cellules du quatrième quartette, qui correspondait, au début, au milieu du champ du voile, répond actuellement au milieu de la face dorsale ; la grosse extrémité de la cellule *4b* marque la partie axiale de la tête. Et le déplacement relatif des parties s'exagère encore plus tard (fi. XX-4). Un mouvement identique a été noté chez tous les Annélides et Mollusques étudiés à ce point de vue.

c. *Glande coquillière.*

M. Conklin (**1897** p. 131) pense que les éléments du pied du côté ventral, et ceux de la glande coquillière du côté dorsal, proviennent du centre formatif postérieur, et par suite indirectement de *2d*. Ils auraient donc la valeur d'une néo-formation par rapport à la larve. Je suis absolument de son avis pour le Troque ; il n'est pas impossible cependant que quelques dérivés directs de *2d*, tels que $2d^{122}$, par exemple, prennent part aussi à la formation de la glande coquillière.

C'est dans les larves âgées de treize heures que l'on peut reconnaître avec certitude la première apparition de cet organe si caractéristique des Mollusques. On voit à ce stade (fig. 76, pl. XVIII *g. c.*) une très légère dépression située à l'opposé du blastopore. Deux heures plus tard environ, on trouve que l'invagination s'est accentuée, mais elle ne paraît pas devenir jamais bien profonde. Elle s'étale ensuite comme chez tous les Mollusques, et la coquille apparaît à sa surface sous forme d'une mince cuticule (fig. 78, pl. XVIII). Dès que

celle-ci commence à prendre une certaine étendue, elle s'élève en verre de montre au-dessus de la paroi du corps qui s'écarte d'elle et se creuse au-dessous d'une invagination. La coquille se sépare ainsi du corps et n'y reste appliquée que par sa périphérie (fig. 79, pl. XVIII).

S'il fallait encore une indication de la nature cuticulaire de la coquille larvaire, on pourrait la trouver dans l'aspect qu'elle présente chez *Trochus conuloïdes*. Elle affecte dans cette espèce une apparence fenestrée toute particulière ; on y voit des espaces arrondis ou ovalaires, hyalins, de 15 à 20 μ de diamètre, surtout réguliers dans la partie la plus anciennement formée de la coquille ; ils sont entourés d'une substance finement granuleuse, renfermant des dépôts calcaires, et constituant un réseau autour des espaces hyalins. Ces derniers au moment de leur formation correspondent chacun rigoureusement à une des cellules de l'ectoderme qui s'est en quelque sorte décalquée sur la coquille. Ces ornements sont moins réguliers dans les parties plus récentes et cessent complètement avant l'apparition des ornements de l'adulte (fig. 83, pl. XVIII). Chez les autres espèces, la coquille larvaire est uniformément hyaline ou légèrement granuleuse comme du verre dépoli, présentant à peine quelques stries parallèles à son allongement (fig. 79, pl. XVIII).

d. Manteau.

Le long du bord antérieur de la coquille, suivant sa ligne d'enchâssement sur le corps, on voit apparaître une saillie du tégument, très visible surtout chez *Trochus striatus*, où elle constitue chez les larves de vingt-quatre heures environ un bourrelet presque aussi saillant que le pied.

C'est l'ébauche du manteau (fig. 78, pl. XVIII *m*). Dès le début, il est beaucoup plus volumineux à sa partie ventrale, située contre le pied, et entre ces deux organes existe une fente transversale encore peu profonde, qui est l'origine de la cavité palléale (Ibid *c. p*). Celle-ci est donc placée d'abord au milieu de la face ventrale du corps, comme le pied.

e. Pied.

J'ai admis plus haut qu'une partie au moins du pied était produite par le centre de formation postérieur ; mais comme il apparaît juste derrière la bouche, c'est à dire derrière le blastopore, je n'ai aucune raison pour ne pas admettre que des cellules du deuxième quartette, formées avant ce centre et immédiatement voisines, y prennent part également. Ce sont les descendants de $2d^{212}$ et $2d^{122}$ notamment qui occupent cette place, et nous avons vu que ces éléments avaient une tendance à se rapprocher les uns des autres sur la ligne médiane ventrale, à la suite des éléments postérieurs du troisième quartette. Ceux-ci interviennent-ils aussi dans la formation du pied, comme le pensent M. Holmes (**1900**, p. 422) pour le Planorbe et M. Heath (**1899**, p. 614) pour *Ischnochiton* ? c'est ce que je ne pourrais dire avec certitude. Le faible développement de ce quartette chez le Troque comparativement avec la place qu'il occupe chez l'animal étudié par M. Heath, me porterait à croire qu'il constitue surtout la lèvre inférieure de la bouche et les parties immédiatement voisines. Quant au rôle joué par le deuxième quartette des quadrants latéraux, il est encore plus problématique. Rien ne s'oppose *a priori* à ce que des cellules issues de $2c$ viennent se joindre aux dérivés de $2d^{212}$, et des descendants de $2a$ à ceux de $2d^{121}$: aucune ligne de démarcation tranchée ne sépare ces éléments, et il faudrait les suivre un à un pour pouvoir affirmer leur destinée ultime.

Quoi qu'il en soit, la région où se forme le pied est, en partie tout au moins, l'emplacement de la portion postérieure du blastopore. Celle-ci s'est fermée, comme nous l'avons vu, par concrescence de ses parois droite et gauche. Cela explique très simplement l'apparence légèrement bifide que présente le pied à son origine chez *Tr. striatus* et *Tr. conuloïdes*, et à un moindre degré chez *Tr. magus*. En effet, si, dès son origine, il est impair dans le genre *Trochus*, les parties qui le composent sont formées de la fusion de deux moitiés symétriques. Si l'on suppose que chacune des deux moitiés prolifère et se

renfle avant sa fusion avec sa congénère, on aura une formation du pied entièrement paire, telle que la décrivent et figurent MM. PATTEN (**1886**, fig. 31) chez *Patella*, MC. MURRICH (**1886**) chez *Fulgur*, SCHMIDT (**1888**, p. 451-452 et **1895** p. 328) chez *Succinea*. De là l'idée de M. SCHMIDT (**1895** p. 332) que le pied représente morphologiquement les lèvres soudées du blastopore. Chez le Troque, le renflement ne fait que commencer avant la fusion : le pied est incomplètement bifide. Enfin chez *Crepidula* (CONKLIN, **1897**, p. 143), *Ischnochiton* (HEATH **1899**, p. 630), etc., le renflement ne commence qu'après la fusion complète des deux parties latérales. le pied est tout à fait simple dès l'origine.

3o *Mésoderme.*

A. — MÉSODERME PRIMAIRE

Mon étude du feuillet moyen a été poussée moins loin que celle du feuillet externe, ce qui tient surtout à son apparition tardive. C'est seulement au stade 64, avons-nous vu, que se produit par division læotropique la grande cellule axiale $4d$ qui doit lui donner naissance. Au stade 89, cet élément se divise dexiotropiquement, mais presque transversalement, en deux moitiés à peu près symétriques par rapport au plan sagittal. Au stade 118, chacune d'elles émet en avant et en haut une petite cellule $4d^{11}$ et $4d^{21}$. Ensuite, au stade 145, (fig. 69-70, pl. XVII), chacune des grosses $4d^{12}$-$4d^{22}$ s'est divisée en deux parties superposées. Les cellules supérieures $4d^{121}$-$4d^{221}$ sont un peu plus petites que les inférieures. Après ce moment, je n'ai pu suivre toutes les divisions ; j'ai vu sur des coupes se former des fuseaux dans les grosses cellules inférieures, puis, sur une reconstruction comprenant 228 blastomères, j'ai trouvé, au centre du système formé par les gros éléments, cinq très petites cellules et cinq autres un peu plus volumineuses. D'après leur situation, deux des plus petites sont évidemment $4d^{11}$ et $4d^{21}$, et deux autres proviennent certainement des cellules inférieures $4d^{122}$ et $4d^{222}$. Je conserverai leur dé-

nomination à tous ces éléments bien qu'ils aient dû se diviser, parce que je n'ai pu suivre leurs clivages et que j'ignore par suite la véritable désignation qu'il faudrait leur donner. Les autres cellules centrales pourraient être produites par ces mêmes éléments, ou peut-être par les grosses cellules *4a, 4b, 4c*. Deux très petits blastomères placés en arrière, juste au point de contact des quatre cellules $4d^{121}$, $4d^{122}$, $4d^{221}$ et $4d^{222}$ (*e* fig. 71-72, pl. XVII) proviennent certainement de deux d'entre elles, mais je ne puis décider si elles sont produites par la paire supérieure ou par l'inférieure. Enfin j'ai observé des fuseaux antéro-postérieurs dans la paire supérieure $4d^{121}$, $4d^{221}$. Un embryon de dix heures et demie éclairci tout entier (fig. 74, pl. XVIII) m'a montré cette division achevée. Elle est presque égale. Par suite de l'allongement antéro-postérieur que subit à ce moment la larve, les éléments situés du même côté, par exemple $4d^{222}$ et les deux produits de $4d^{221}$ ont tendance à se placer en ligne droite d'arrière en avant. Il se forme donc deux séries parallèles de cellules, situées dorsalement aux masses centrales : ce sont des traînées mésodermiques. Un peu plus tard, dans les larves âgées de quinze heures environ, on voit les deux traînées droite et gauche s'écarter l'une de l'autre en divergeant à partir des deux blastomères $4d^{122}$, $4d^{222}$ (ou leurs descendants) qui représentent les « cellules mères » ou « téloblastes » du mésoderme. Les deux traînées prennent alors, quand on les regarde par la face dorsale de l'animal, la forme d'un fer à cheval ouvert en avant (fig. 77, pl. XVIII).

C'est peut-être l'Ombrelle qui présente avec le Troque les rapports les plus étroits au point de vue du mésoderme. J'ai déjà indiqué le détail des premiers phénomènes; la formation de la cellule *4d*, sa division en deux moitiés symétriques, la formation de deux petits éléments antérieurs $4d^{11}$ et $4d^{21}$, se produisent exactement comme chez le Troque (voyez ma fig. XXI-1). La division des grandes cellules $4d^{12}$ et $4d^{22}$ est légèrement différente. Les produits les moins volumineux, au lieu de se former au-dessus des deux autres, se placent d'abord en arrière (HEYMONS, **1893**, fig. 22, pl. XV, *Cf.*, mon diagr. XXI-2);

mais ils sont, aussitôt après leur formation, reportés au-dessus des plus gros, dans une situation identique à celle qu'occupent dans ma figure 69, planche XVII, mes cellules $4d^{121}$ et $4d^{221}$, dont ils sont évidemment les homologues (fig. XXI-3). Alors les cellules inférieures (*Urmesodermzellen*) produisent en avant plusieurs

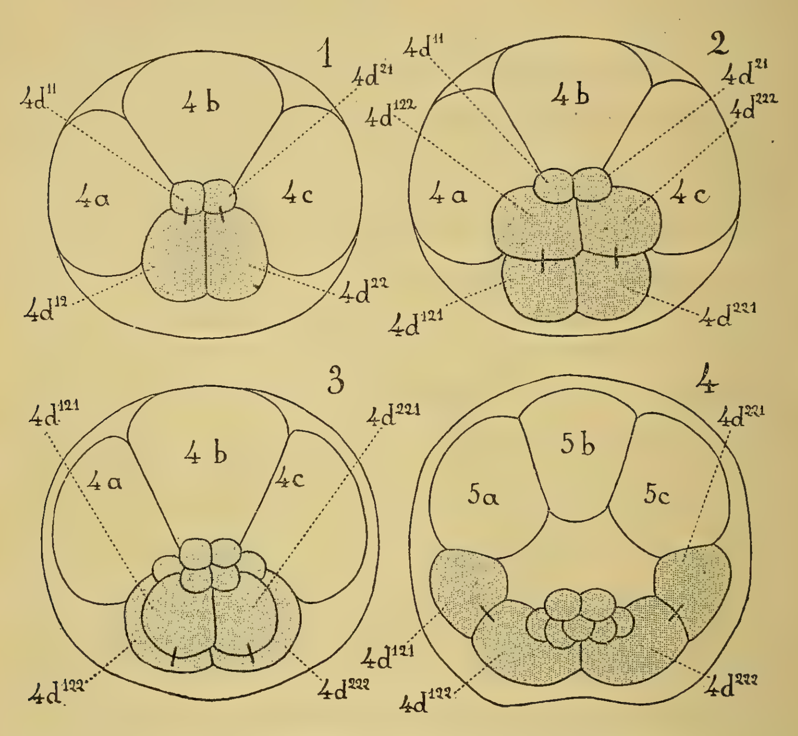


Fig. XXI. — Formation du mésoderme chez l'Ombrelle. (Heymons, 1893, fig. 21-24, pl. XV). — Coupes optiques vues par le pôle animal. Le Troque présente successivement les dispositions 1, 3 et 4 ; *Aplysia* et *Tethys*, 1, 2 et 4 ; le Planorbe, 1 et 4.

paires de petits éléments qui se placent à côté de $4d^{11}$ et $4d^{21}$, exactement dans la situation de ceux que j'ai signalés plus haut chez le Troque au centre de l'embryon, entre les grosses cellules du quatrième quartette. M. Heymons pense que les blastomères supérieurs $4d^{121}$ et $4d^{221}$ produisent aussi une paire de petites cellules semblables (p. 260). Plus tard, ces cellules supérieures $4d^{121}$ et $4d^{221}$

s'écartent l'une de l'autre et se disposent des côtés et en avant des *Urmesodermzellen,* tout comme dans ma figure 77, pl. XVIII, et mon diagramme XXI-4.

Chez l'Aplysie (CARAZZI, **1900**-*a*, p. 89-91) les ressemblances sont encore très grandes, mais, lors de la division sub-égale des cellules $4d^{12}$ et $4d^{22}$ ($=EM, EM'$), le stade pendant lequel les blastomères $4d^{121}$ et $4d^{221}$ ($=Me, M'e'$) se placent au-dessus des cellules mères du mésoderme est sauté : ces blastomères naissent comme chez l'Ombrelle en arrière des téloblastes $4d^{122}$ et $4d^{222}$, mais se placent ensuite immédiatement sur les côtés. Dans ma fig, XXI, pour avoir les conditions de l'Aplysie, il faut passer directement du nº 2 au nº 4. Par analogie, je conserve à tous ces éléments la même notation que chez le Troque. M. CARAZZI a vu les cellules mères émettre successivement trois paires de petits éléments antérieurs, et les blastomères $4d^{121}$, $4d^{221}$ produire en arrière deux très petites cellules *e, e'*, qui sont évidemment les homologues des petits blastomères postérieurs que j'ai figurés chez le Troque (*e*, fig. 71, 72, pl. XVII). M. CARAZZI croit retrouver ces éléments chez l'Ombrelle dans les petites cellules marquées *m' m'* sur la figure 29, planche XVI, de M. HEYMONS.

Je ne puis admettre pour le mésoderme de l'Aplysie l'origine que lui donne M. P. GEORGEVITCH (**1900**). M. CARAZZI (**1900**-*b*) a déjà fait de son travail une critique très sévère : n'a-t-il pas été jusqu'à comparer le jeune auteur à un escamoteur (*Taschenspieler*) ? M. GEORGEVITCH fait naître le feuillet moyen de *2c* et *2d*. Cela ne me paraît nullement prouvé : la segmentation n'a été suivie que jusqu'à vingt cellules, ce qui est tout-à-fait insuffisant pour observer la formation du mésoderme; les embryons sont orientés à l'envers, *B* étant pris pour *D*; enfin, dans la figure 16, page 157, la cellule appelée $2d=M$ occupe si exactement la situation du macromère *B* dans la figure 14, p. 156, que l'on ne peut douter que ce soit le même élément : du reste, à partir de ce moment, il n'est plus question des macromères *A* et *B* dans le travail de l'auteur serbe. Ses observations

sont donc peu concluantes et sa réponse (**1901**) aux critiques de M. Carazzi n'apprend rien de nouveau.

D'après les observations de M. Viguier (**1898**), les choses se passent chez *Tethys* exactement comme chez l'Aplysie : même formation et même division bilatérale de *4d*, même production de deux petites cellules antérieures, même division sub-égale antéro-postérieure des cellules $4d^{12}$ et $4d^{22}$, enfin même migration vers les côtés des éléments d'abord postérieurs $4d^{121}$ et $4d^{221}$ (voy. ma fig. XXI, 1, 2, 4). De petites cellules sont produites par les grosses et se disposent comme chez l'Ombrelle, mais le détail de leur formation n'a pas été observé.

Il faudrait encore répéter à peu près la même chose pour les premiers stades du Planorbe, d'après la description de MM. Rabl (**1879**) et Holmes (**1900**). Après la formation de la paire de petites cellules antérieures, que M. Rabl n'a pas vues, mais que M. Holmes a observées, les gros éléments $4d^{12}$ et $4d^{22}$ se divisent, semble-t-il, transversalement et bilatéralement, de manière à amener immédiatement les cellules $4d^{121}$ et $4d^{221}$ (N^1 et N^2, fig. 17, pl. XXXIII, de M. Rabl) dans leur position définitive aux côtés des cellules mères, (fig, XXI, en passant directement du nº 1 au nº 4). Celles-ci se divisent ensuite plusieurs fois dans le même sens, donnant ainsi naissance aux deux traînées mésodermiques. On ne connaît pas d'éléments correspondant aux autres petits blastomères antérieurs et postérieurs produits par les cellules mères : il est problable qu'il faut en chercher les homologues parmi les divers dérivés de ces téloblastes qui constituent les traînées mésodermiques.

Chez *Ischnochiton*, la formation des petits éléments $4d^{11}$ et $4d^{21}$ est semblable, après quoi, dit M. Heath (**1899**, p. 626) une seconde division identique se produit, de sorte que $4d^{121}$ et $4d^{221}$ seraient chez cet animal aussi petites que les précédentes. Cette division n'a malheureusement pas été figurée.

Parmi les Annélides, *Amphitrite* (Mead, **1897**) et *Arenicola* (Child, **1900**) semblent éprouver des phénomènes tout semblables : après la production des deux petites cellules antérieures, les cellules

mères se divisent pour former des éléments antéro-latéraux comme chez le Planorbe ; ceux-ci s'intercalent entre les cellules mères et les petits blastomères antérieurs $4d^{11}$ et $4d^{21}$ qui occupent de ce fait les deux extrémités du fer à cheval formé par les deux traînées. Ici encore il est probable que les homologues des autres petites cellules doivent se trouver parmi les éléments constitutifs des traînées.

Chez tous ces animaux, les premières petites cellules $4d^{11}$ et $4d^{21}$ sont émises plus ou moins obliquement en avant et en haut, vers le centre de l'embryon. Nous allons maintenant rencontrer une série de types chez lesquels les premiers petits éléments produits par $4d^{1}$ et $4d^{2}$ sont au contraire bourgeonnés en arrière et en bas, vers le blastopore. *A priori*, la différence paraît grande entre le cas de *Ischnochiton* (HEATH, **1899**, fig. 37, 38, pl. XXXIV) ou de *Tethys* (VIGUIER, **1898**, fig. 24, pl. VIII) d'une part, et celui de *Dreissensia* (MEISENHEIMER, **1900**, fig. 39, pl. IV) ou de *Unio* (LILLIE, **1895**, fig. 60, pl. V) d'autre part.

FIG. XXII. — Invagination du mésoderme, coupes parallèles au plan sagittal. — 1. (Imité de WILSON, 1892, fig. 72, pl. XIX), Formation de $4d^{11}$, $4d^{21}$ avant invagination, (*Dreissensia, Unio, Nereis*, etc. — 2. Disposition après invagination, réalisée dès le début chez *Trochus, Umbrella, Aplysia, Tethys*, etc.

Chez ces deux derniers animaux, en effet, chacune des cellules $4d^{1}$ et $4d^{2}$ bourgeonne un petit élément à sa partie inférieure, vers la lèvre du blastopore. D'où vient une pareille différence ? Tout simplement de ce que les cellules mésodermiques à ce moment ne sont pas encore invaginées, mais au contraire se divisent à la surface de l'embryon. Lorsque l'invagination se produit, les grosses cellules mères tournent légèrement sur elles-mêmes, et les petites cellules, en s'enfonçant,

sont reportées plus ou moins haut sur leur face antérieure, de façon qu'elles parviennent enfin dans la position qu'elles ont atteinte du premier coup chez les types précédents (diagr. XXII). Ces petits éléments sont donc bien les homologues des cellules $4d^{11}$ et $4d^{21}$ des formes déjà décrites et je leur attribue la même notation, malgré qu'elles soient d'abord placées au-dessous des blastomères $4d^{12}$ et $4d^{22}$ et qu'en toute rigueur, il eût fallu intervertir les dénominations de ces deux paires d'éléments. M. Lillie a vu ensuite se produire chez *Unio* une division des téloblastes, donnant en avant une paire d'éléments, qui ne diffèrent des $4d^{121}$ et $4d^{221}$ du Planorbe ou de *Amphitrite* que par leur taille plus petite, et qui constituent le début des bandes mésoblastiques.

Chez ces animaux, à moins qu'il ne faille leur comparer certains éléments des traînées mésodermiques, ce qui est bien probable, on ne connaît rien d'analogue aux autres petites cellules de l'Ombrelle, par exemple.

M. Wilson (**1892**, p. 411-412) a vu chez deux espèces de *Nereis* les deux éléments $4d^1$ et $4d^2$, toujours nés de la même manière, bourgeonner une paire de petites cellules en bas, vers le blastopore, comme chez les exemples précédents, seulement ce processus se repète plusieurs fois : il se produit ainsi, tout près du blastopore, un amas de petites cellules qui se chargent de pigment et s'enfoncent plus tard dans l'embryon : c'est la *pigment area* de l'auteur. Après leur invagination, les grosses cellules se divisent d'une façon plus égale pour donner naissance aux bandes mésoblastiques habituelles. Le nombre de ces petits éléments semble être à peu près le même chez tous les animaux où ils ont été observés : six ou dix chez *Nereis* (Wilson, **1898**, p. 3), huit chez l'Ombrelle (Heymons, **1893**, p. 261), huit en avant, deux en arrière chez l'Aplysie (Carazzi, **1900**-*a*, p. 89). Il me semble donc que M. Wilson a tout à fait raison de comparer entre elles ces petites cellules chez tous ces animaux. Mais je préfère homologuer tous ces petits blastomères avec les premiers éléments des bandes mésoblastiques plutôt que d'admettre avec M. Wilson (**1898**, p. 8-12)

que leurs homologues manquent chez les types où on n'a pas constaté la présence de plus de deux petits éléments.

Spio (Wilson, **1892**, p, 458) est semblable à *Nereis*. Chez *Aricia*, le même auteur n'a vu qu'une paire de petites cellules et chez *Polymnia* il n'en a observé aucune. Une seule paire de petites cellules a aussi été vue chez *Pneumodermon* (Carazzi, **1900**-*a*, p. 102). M. Child (**1900**, p. 651), chez *Sternaspis* et M. Crampton, (**1896**, p. 5), chez *Ilyanassa* n'ont vu que la division bilatérale de *4d*.

Podarke (Treadwell, **1900**, fig. 51-52, pl. XL) montre l'exagération du processus que nous venons de voir se produire chez *Dreissensia*, par exemple ; les deux cellules $4d^1$ et $4d^2$, au moment où elles commencent à s'enfoncer, bourgeonnent deux petits éléments vers la surface et en haut ; le premier effet de l'invagination est de faire passer ces petites cellules à la lèvre du blastopore où elles naissent dans la deuxième catégorie d'animaux décrits, et la suite les amène dans la position définitive devant les cellules mères.

Nous arrivons maintenant à quelques cas embarrassants. D'abord *Crepidula*. Ce type, admirablement étudié par M. Conklin (**1897**, p. 68-70), présente le mode habituel de formation des cellules $4d^1$ et $4d^2$ (= ME^1, ME^2, *mesentoblasts*, de M. Conklin) et à part leur petitesse relative, il n'y a aucune différence à noter avec les types précédents. Avant toute invagination, ces éléments se divisent dans la direction ordinaire, mais ce n'est pas pour donner naissance à des petites cellules semblables à nos $4d^{11}$ et $4d^{21}$. La division est à peu près égale. M. Conklin appelle Me^1 et Me^2 les produits supérieurs, et E^1, E^2, *primary enteroblasts*, les inférieurs. Puis les premiers bourgeonnent en avant deux très petites cellules m^1 et m^2 (*primary mesoblasts*) et deviennent M^1e^1 et M^2e^2 ; enfin ces M^1e^1 et M^2e^2 se divisent à leur tour presque également en donnant, vers la ligne médiane et le bas, des cellules e^1, e^2 (*secondary enteroblasts*) et latéralement les éléments M^1 et M^2, qui sont les téloblastes du mésoderme. M. Conklin (p. 71-73) a cherché à établir une concordance entre ces phénomènes et ceux qui se passent chez l'Ombrelle; pour lui il y a renversement

dans l'ordre des divisions : chez l'Ombrelle la formation des petites cellules antérieures se fait d'abord, et la division égale a lieu ensuite ; chez *Crepidula,* c'est l'inverse : la division égale se fait la première et la production des petites cellules la seconde. Ce renversement est étrange et je crois qu'on pourrait tenter une autre homologation. Tout d'abord la première division ayant lieu avant l'invagination, on doit s'attendre à ce que les homologues des petites cellules $4d^{11}$ et $4d^{21}$ soient émis vers le bas comme chez les types de la seconde catégorie : ce seraient donc les E^1, E^2 de M. Conklin. Ils ont ici la particularité d'être à peu près de même taille que $4d^{12}$, $4d^{22}$, mais cela n'est pas sans exemple : M. Mead (**1897**, p. 264 et fig. 88, pl. XVI, où les homologues de mes $4d^{11}$, $4d^{21}$ sont notés *m m*) a vu la même chose chez *Clymenella* et a interprété aussi les produits inférieurs comme représentant les petites cellules des autres types. Alors les petits blastomères m^1 et m^2 de M. Conklin représenteraient mes $4d^{121}$ et $4d^{221}$, et il faudrait voir dans les cellules e^1, e^2 de M. Conklin les homologues d'une des autres paires de petits éléments issus des téloblastes $4d^{122}$ et $4d^{222}$. Il est malheureusement impossible de les homologuer aux petites cellules postérieures *e, e'* de M. Carazzi, puisque celles-ci ne naissent pas des téloblastes. L'assimilation serait pourtant bien tentante : M. Conklin pense que ses deux paires d'entéroblastes E^1, E^2, e^1, e^2 ne sont pas mésodermiques et prennent part à la formation de l'intestin postérieur, et c'est aussi la destinée que M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 91) assigne à ses petites cellules postérieures *e, e'*. Il faut donc bien admettre que l'homologue de cette paire d'éléments, *e, e'* de l'Aplysie, est inconnu chez *Crepidula,* et que les homologues des deux premières paires de petites cellules de l'Aplysie, $4d^{11}$ et $4d^{21}$ (= E^1, E^2 de M. Conklin, = *m, m'* de M. Carazzi), et $4d^{1221}$, $4d^{2221}$ (= e^1, e^2 de M. Conklin, = *2m, 2m'* de M. Carazzi) passent dans l'endoderme de *Crepidula.* Voyez pour les homologies que je propose, mes tableaux pl. XIX, XXIV et XXXIII.

Or, précisément M. Wilson, après avoir cru d'abord (**1892**, p. 413) que les petits éléments de sa *pigment area* s'invaginaient pour

donner la lame splanchnique accolée à l'intestin terminal, a admis depuis (**1898**, p. 8) qu'ils produisaient l'intestin terminal lui-même. Ces petits éléments seraient donc tous endodermiques et il pourrait en être de même dans les autres cas où on a constaté leur existence.

Comme je n'ai aucune donnée pour juger du sort ultérieur de ces cellules chez le Troque, il ne me paraît pas fort utile de discuter la nature mésodermique ou endodermique de ces éléments, non plus que de rapporter les cas où on a cru observer plus anciennement ces rapports intimes entre le mésoderme et certaines parties de l'endoderme, comme chez *Patella* (Patten, **1886**), *Cyclas* (Stauffacher, **1893**), où du reste le détail de la segmentation n'a pas été suivi. Il est possible que les deux petites cellules *e*, (fig. 71, 72, planche XVII) que j'ai rencontrées derrière les gros éléments mésodermiques du Troque, prennent part à la formation de l'intestin terminal; leur position appuierait assez bien cette supposition. Quant aux premières petites cellules formées $4d^{11}$ et $4d^{21}$, elles touchent aux gros éléments endodermiques tout comme leurs voisines. Passent-elles dans l'intestin ? C'est ce que je ne puis décider.

Mais voici encore un exemple très isolé où tout ne serait pas mésodermique dans les dérivés de la cellule *4d*. Il s'agit de *Capitella* (Eisig, **1898**). Les premiers phénomènes sont très semblables à tous les cas précédents : *4d* se divise bilatéralement, puis, toujours à la surface, chacune de ses moitiés bourgeonne vers le blastopore une petite cellule (m^{12}, m^{22} de M. Eisig), qui plus tard se divise et, à la fin du deuxième jour, s'enfonce dans l'embryon pour donner du mésoderme. Mais voici une différence capitale ; les grosses cellules supérieures $4d^{12}$, $4d^{22}$ ($= m^{11}$, m^{21}), au lieu de s'invaginer, se divisent à la surface suivant un rhythme particulier, et M. Eisig admet que leurs dérivés ne s'invaginent pas du tout; ils se mêleraient aux descendants de *2d* pour former l'épithélium du tronc. Cette destinée est tout à fait extraordinaire. L'enfoncement de ces éléments aurait-il échappé au consciencieux savant? Toujours est-il qu'il serait très désirable

que cette observation fût confirmée, car elle n'est appuyée par aucune figure nettement démonstrative et est jusqu'ici très isolée : M. Eisig ne trouve à citer (p. 197), comme point de comparaison, que les observations de M. v. Wistinghausen sur *Nereis* (**1891**, p. 57) qu'il a lui-même critiquées (p. 11-12). Pour ce dernier auteur, le deuxième somatoblaste produit des *Myoblasten* qui donnent les muscles du corps, et aussi des *Untere Urzellen des Rumpfes*, formant l'ectoderme de la région ventrale. Mais M. Wilson n'a rien trouvé de semblable dans le même genre *Nereis* et il fait remarquer (**1892**, p. 434) que les observations de l'auteur allemand sont assez incomplètes ; ainsi, il n'a pas vu la cellule *3d* et il a évidemment confondu avec elle son « deuxième somatoblaste », qui répond à ma cellule *4d*. De plus, rien dans les figures fort imparfaites de M. v. Wistinghausen ne donne une indication précise sur le sort des *Untere Urzellen des Rumpfes*. Le point de comparaison paraît donc peu solide.

Quoi qu'il en soit, chez *Capitella* un fait semble hors de doute, c'est qu'une partie au moins des dérivés de *4d* produit du mésoderme. Mais, nouvelle difficulté, ce ne serait d'après M. Eisig que du mésoblaste larvaire (*Pædomesoblast*), formant les muscles de la larve destinés à disparaître dans la suite. Notons cependant que, d'après M. Eisig lui-même (p. 194), une partie au moins de ce mésoblaste larvaire, celle qui est située en avant du cerveau, persiste chez l'adulte, de sorte que chez *Capitella* aussi, une partie tout au moins du mésoderme définitif dérive de *4d*.

Mais la majeure partie du mésoblaste vrai, du « *Cœlomesoblast* » aurait une tout autre origine : ses téloblastes seraient $3c^1$ et $3d^1$. Vingt-quatre heures après leur formation, ces cellules s'enfonceraient dans l'embryon (p. 36), pour s'y multiplier ensuite.

Il faut observer que depuis la formation de la cellule *4d* ces éléments $3c^1$ et $3d^1$ sont en contact direct avec les divers dérivés de cette cellule. Cela est visible à partir de la figure 29, planche II, de M. Eisig. En particulier, au moment où $3c^1$ et $3d^1$ sont représentées s'enfonçant (fig. 44, pl. III), $3c^1$ ($=c^{31}$) est en contact avec $4d^{2222}$ ($=m^{2112}$) et $4d^{212}$

($=m^{222}$), et $3d^1$ ($=d^{31}$) avec $4d^{111}$ ($=m^{122}$) et $4d^{1212}$ ($=m^{1121}$). Et ces dérivés de m sont encore bien plus nombreux dans les figures suivantes 45 et 46. Il y a en effet au moment de cette invagination une active multiplication de ces éléments : « Gleichzeitig mit den zum Versinken und Einschlusse der Cœloteloblasten führenden Vorgængen [dit M. Eisig, p. 37-38], findet eine sehr rege Vermehrung der M-Generation, insbesondere ihrer vorderen, von den Pædoteloblasten m^{12} und m^{22} abstammenden Zellen statt. » Or précisément à ce moment ces petites cellules nées de $4d$ ($=M$) s'enfoncent en même temps : « Und diese, resp.ihre weiteren Theilungsproducte, unterliegen nun als Derivate der Pædoteloblasten ebenfalls dem Einschlusse. » La taille un peu plus grande des cellules $3c^1$ et $3d^1$ peu seule permettre, semble-t-il, de les reconnaître au milieu de l'essaim des dérivés de $4d$ qui s'invagine à côté d'elles. Mais elles se mettent tout aussitôt à se diviser aussi (fig. 49 et 51-*a*). Il y a alors deux masses de petits éléments, en contact direct entre elles, s'invaginant en même temps. On conviendra que dans de pareilles conditions, sur des embryons à cellules très nombreuses et dont l'origine n'a, pour la plupart, pas été directement observée, sur des objets éclaircis tout entiers et fortement comprimés sous le microscope, il soit possible qu'une confusion ait pu se produire entre les dérivés de $3c$ et $3d$ et ceux de $4d$. Et combien plus difficile encore doit-il être de suivre les descendants de ces petits éléments après leur arrivée dans l'intérieur de l'embryon et de distinguer ceux qui produisent des muscles larvaires de ceux qui donnent des muscles définitifs ! C'est seulement deux jours plus tard que les éléments pædomésoblastiques commencent à se grouper, et un jour après encore qu'ils se transforment en muscles : et il faut suivre tous ces éléments pendant cette longue période pour être certain de leur destinée.

A cela vient encore s'ajouter une autre cause d'incertitude : dans beaucoup de figures de M. Eisig les noyaux ont une apparence boursoufflée très étrange, et cet aspect framboisé s'exagère précisément à ce stade. M. Eisig lui-même en fait la remarque (p. 37). Cela

a lieu surtout dans les macromères, mais peut aussi se constater dans d'autres éléments. Je ne puis m'empêcher de remarquer que cet aspect ressemble d'une façon frappante aux noyaux irréguliers, pouvant se fragmenter amitotiquement, que j'ai notés dans mes embryons anormaux. Et c'est bien, d'après M. Eisig, une division amitotique qui se prépare ; l'auteur admet en effet (p. 40-41) qu'il se produit une fragmentation des noyaux au moins dans les cellules endodermiques, et que la karyokinèse reprend ensuite son rôle normal. J'ai peine à croire que de pareils phénomènes puissent être réguliers. J'ai dit plus haut que je n'avais jamais constaté, dans des embryons certainement normaux, de phénomènes d'amitose, ni de noyaux mamelonnés, ni l'existence de plusieurs noyaux dans la même cellule, comme M. Eisig en représente dans sa figure 49, planche III, *EMK*. Et je ne crois pas qu'une pareille observation ait été faite dans le groupe des Mollusques et des Vers. M. v. Wistinghausen cependant (**1891**, p. 65), a décrit chez *Nereis* une pareille amitose des noyaux endodermiques, mais il s'est exprimé à ce sujet avec une grande réserve et, dans le même genre, M. Wilson (**1892**), n'a rien retrouvé de semblable. M. Spengel aussi, à une époque plus ancienne (**1879**, p. 378), s'est montré fort sceptique à propos d'une observation analogue faite sur la Bonellie. Du reste, M. Eisig lui-même semble conserver bien des doutes (p. 41).

Je ne serais donc pas surpris que M. Eisig ait eu affaire dans certains cas à des embryons présentant des phénomènes anormaux, et M. Treadwell (**1901**, p. 451 et 469), a émis des doutes semblables sur la qualité du matériel étudié par M. Eisig. Je crois donc pouvoir n'accepter qu'avec certaines réserves les observations de ce dernier auteur. Il ne me paraît pas du tout impossible que, pour toutes ces raisons, une confusion ait été faite entre les dérivés de *4d* et ceux de *3c* et *3d*, et que le mésoderme définitif soit en réalité un produit de *4d* comme chez tous les types précédents.

B. Mésoderme secondaire.

Qu'une partie du mésoderme, surtout le mésorderme des organes larvaires, soit produite par des dérivés du troisième quartette, cela n'aurait rien d'impossible, car un pareil fait ne serait nullement isolé. C'est ainsi que M. Holmes (**1900**, p. 409-410), chez le Planorbe, a décrit la formation d'un pareil mésoderme aux dépens de $3a^{211}$, $3a^{221}$ (pour lui $3c^{211}$ et $3c^{221}$), $3b^{211}$ et $3b^{221}$ qui pénètrent dans l'embryon et s'y divisent. M. Wierzejski (**1897**) a décrit la même chose pour les cellules $3a^{2111}$, $3a^{2211}$ ($= c^{10}$-c^{10}), $3b^{2111}$ et $3b^{2211}$ ($=b^{10}$-b^{10}) de la Physe et M. Treadwell (**1901**, p. 426-429) pour $3a^{222}$, $3c^{212}$ et $3d^{222}$ de *Podarke*.

Chez *Unio*, c'est le deuxième quartette qui semble produire les éléments de ce mésoblaste larvaire. D'après M. Lillie (**1895**, p. 19-24), la cellule $2a^2$, par conséquent un élément asymétrique [1], s'enfonce dans l'embryon pour s'y diviser, et ses descendants se multiplient ensuite d'une façon bilatéralement symétrique. M. Conklin (**1897**, p. 75, 121, 149, 152), pense que chez *Crepidula* le mésoblaste larvaire est fourni par les dérivés de $2a$, $2b$ et $2c$, c'est-à-dire de trois quadrants, ce qui indiquerait d'après lui une origine primitive radiaire du mésoblaste, tandis que la spécialisation du quadrant A dans *Unio* serait secondaire. M. Meisenheimer (**1900**, p. 33-34) dit avoir observé chez *Dreissensia* des cellules isolées dans l'intérieur de l'embryon et ne pouvant provenir que de l'ectoderme, probablement du deuxième quartette. Plus tard (p. 67) des cellules de l'ectoderme foisonneraient à l'intérieur du pied pour contribuer à la formation de la musculature de cet organe ; mais les figures correspondantes ne sont pas très convaincantes. Une pareille migration des cellules épithéliales du pied a été décrite aussi chez la Paludine par M. Tönniges (**1896**), ce qui lui a valu d'être appelé par M. Carazzi (**1900**-*a*, p. 96) « *un fossile dell' embriologia* ». Ses figures sont peu

[1] Pourquoi M. Conklin (**1897**, p. 121) dit-il $2a^1$? Il s'agit bien de $2a^2$: voyez la figure 29, planche III de M. Lillie.

démonstratives, il faut l'avouer. J'ai moi-même observé chez le Troque un pareil épaississement de l'ectoderme du pied, mais je ne puis l'interpréter comme une production de mésoderme : il semble plutôt destiné à donner les cordons nerveux ventraux.

Voici enfin un cas encore plus important où jusqu'ici l'origine du mésoderme aux dépens des deuxième et troisième quartettes est seule connue avec certitude, il s'agit des Polyclades. Déjà M. Hallez (**1879**, fig. 28, 33, pl. IX, et 81, pl. X) avait observé chez *Leptoplana*, que des micromères étaient recouverts par d'autres ectomères pour donner du mésoderme. Plus récemment M. Lang (**1884**), chez *Discocœlis*, a considéré le premier quartette comme étant seul ectodermique. Pour lui, le deuxième quartette tout entier constitue des *Urmesodermzellen erster Ordnung*, et le troisième des *Urmesodermzellen zweiter Ordnung* ; il admet que ces deux quartettes tout entiers sont plus tard recouverts par les dérivés du premier, pour devenir du mésoderme. Il faut dire pourtant qu'aucune des belles figures de M. Lang sur *Discocœlis* ne représente d'une façon absolument nette ce processus, et que les deux diagrammes des pages 338 et 340 sont, de son propre aveu, des schémas. Les figures 19 et 20, planche XXXIII, représentent ce mouvement chez *Thysanozoon*, mais chez cet animal la segmentation a été moins exactement suivie : le troisième quartette n'a même pas été vu (p. 347). Les observations de M. Wilson (**1898**) sur *Leptoplana* ont diminué l'abîme que ce mode de formation du mésoderme avait creusé entre les Plathelminthes d'une part, les Annélides et les Mollusques d'autre part. D'après cet auteur (p. 16), c'est très probablement le deuxième quartette seul qui produit le mésoderme et il est probable que le troisième n'y intervient pas : chacune des cellules *2a-2d* commence par produire trois et même quatre éléments purement ectodermiques, avant de s'enfoncer dans l'embryon pour devenir du mésoderme. Ainsi les trois premiers quartettes donnent, comme partout, de l'ectoderme, le second (et peut-être aussi le troisième) donnent, de plus, du mésoderme. Alors la production du mésoblaste devient assez semblable à

celle du mésoblaste larvaire de *Crepidula*, par exemple, sauf qu'elle se fait dans les quatre quadrants, indiquant plus nettement encore une origine radiaire. Mais il n'est pas du tout impossible que du mésoderme vrai naisse, selon le procédé ordinaire, de la cellule *4d*, ainsi que le font remarquer avec raison MM. MEAD (**1897**, p. 289) et EISIG (**1898**, p. 205). En effet M. LANG a vu la formation de cette cellule et sa division en deux moitiés bilatérales tout à fait semblables aux types normaux : sa figure 17, planche XXXV et son texte page 337, le démontrent nettement ; sa cellule *auen* correspond certainement au macromère *4D* et ses a_1, a_2, aux $4d^1$ et $4d^2$. Malheureusement la suite de la segmentation est inconnue. M. WILSON a retrouvé cette division de *4d* qui est parfois un peu inégale (**1898**, fig. 6-E p. 17), mais il n'a pas suivi la destinée de ses deux produits. Rien ne prouve, dit-il (p. 21), que ces deux éléments produisent du mésoderme : mais rien non plus ne prouve le contraire, et il n'est nullement impossible que ce soit là l'origine du mésoderme proprement dit. De toutes façons la formation précoce de mésoblaste larvaire aux dépens de quartettes ectodermiques et suivant un mode radiaire très net est fort remarquable. M. WILSON (**1898**, p. 22-23) pense que c'est là le mode primitif de formation du mésoderme et que son origine aux dépens de *4d* chez les autres animaux est le résultat d'une spécialisation postérieure. M. CONKLIN (**1897**, p. 151) paraît être d'un avis semblable. Il faut avouer cependant que l'absence totale, ou du moins la formation très tardive, d'un pareil mésoderme chez un Mollusque aussi primitif que le Troque (car je puis nier formellement son existence au moins jusqu'au stade à 228 cellules) n'est pas favorable à cette vue, non plus que son absence chez *Ischnochiton* et chez bien d'autres formes. Je croirais plus volontiers que les dérivés de *4d* représentent le mésoderme typique et qu'il peut s'y adjoindre plus tard, comme dans bien d'autres groupes, un mésenchyme formé d'une manière assez variée et plus ou moins régulière.

C. Résumé

En résumé, on sait avec certitude que le mésoblaste se forme au moins en partie aux dépens de la cellule *4d*, divisée bilatéralement, chez les types suivants :

ANNÉLIDES

Nereis limbata	(Wilson, 1892).
» *megalops*	(» »)
Aricia fœtida	(» 1892 et 1898).
Spio fuliginosus	(» 1892).
Polymnia nebulosa	(» »)
Amphitrite ornata	(Mead, 1897).
Clymenella torquata	(» »)
Capitella capitata	(Eisig, 1898).
Arenicola cristata	(Child, 1900).
Sternaspis ?	(» »)
Podarke obscura	(Treadwell, 1901).

MOLLUSQUES

Amphineures

Ischnochiton magdalenensis	(Heath, 1899).

Lamellibranches

Unio complanata	(Lillie, 1895).
Dreissensia polymorpha	(Meisenheimer, 1901).

GASTÉROPODES

Prosobranches

Trochus magus	
Neritina fluviatilis	(Blochmann, 1882).
Crepidula fornicata	(Conklin, 1897).
» *plana*	(» »)
Ilyanassa obsoleta	(Crampton, 1896).

Pulmonés

Limax agrestis	(Kofoid, 1895).
» *maximus*	(Meisenheimer, 1896).
Planorbis trivolvis	(Holmes, 1900).
Physa fontinalis	(Wierzejski, 1897).

Opisthobranches

Umbrella mediterranea	(Heymons, 1893).
Aplysia limacina	(Carazzi. 1900).
Pneumodermon mediterraneum	(» »)

Il semble certain qu'il faudra ajouter à cette liste les noms de *Tethys fimbriata* (Viguier, **1898**) et de *Siphonaria* (Fujita, **1895**) où il n'y a d'incertitude que pour le nombre de quartettes ectodermiques précédant la formation de la cellule mère du mésoderme. Il en est de même de *Pterotrachœa*, où la figure 8, planche IV de Fol (**1876**) montre la division bilatérale de *4d* (= *IV'* de Fol), et de *Chiton* où la figure 27, planche XVI, de M. Metcalf (**1893**) représente sans aucun doute la division bilatérale de *4d*, que l'on retrouve marquée « ? » dans la figure 26, et v^5 dans la figure 18, planche XV. Je ne doute pas non plus qu'on ne trouve plus tard la même formation du mésoderme chez *Bythinia*, où v. Erlanger (**1892**-*b*) a vu ce feuillet naître du macromère postérieur mais sans avoir compté les quartettes précédemment formés, et chez *Clione limacina*, où M. Knipowitsch (**1891**) croit que le macromère postérieur se divise bilatéralement en deux moitiés pour produire les initiales du feuillet moyen : la formation du macromère *4D*, probablement très petit, lui aura échappée. Même chose a dû arriver à M. Guiart (**1901**, p. 165) pour *Philine aperta*. Peut-être la division de *xy* en deux éléments symétriquement placés, *xy* et *x'* chez *Clepsine* (Whitmann, **1887**, p. 112) représente-t-elle aussi la division bilatérale de *4d*, mais il faudrait admettre que deux quartettes ont passé inaperçus.

Pour la Paludine, la question a besoin d'être reprise, car il existe

sur cet animal deux opinions absolument contradictoires : celle de v. Erlanger (**1891** et **1894**), d'après laquelle il se formerait deux sacs cœlomiques, fait unique dans l'histoire des Mollusques, et celle de M. Tönniges (**1896**), pour qui le mésoderme aurait une origine purement ectodermique, conception tout aussi isolée. Il est à noter qu'aucun de ces deux auteurs n'a suivi la segmentation et que la formation et la destinée de la cellule *4d* sont absolument inconnues chez cet animal. On peut faire le même reproche aux observations de M. Patten (**1886**) sur la Patelle et de M. Stauffacher (**1893**) sur *Cyclas*.

En somme, on peut dire, je crois, que dans tous les cas où la segmentation de l'œuf a été exactement suivie, on a vu, chez les Mollusques et les Annélides, le mésoderme définitif provenir de la même cellule *4d*, et il est infiniment probable que les très rares exceptions constatées jusqu'ici ne sont qu'apparentes.

4° Entomères.

On a vu le quatrième quartette, dans les trois quadrants antérieurs, se former læotropiquement au stade 55, précédant la formation de *4d*, dont nous n'avons plus à nous occuper. Les macromères sont infiniment plus petits que leurs produits ; aussi leur ensemble tourne-t-il par rapport au quatrième quartette, qui paraît rester immobile.

Au stade 145, nous avons vu se produire le cinquième quartette incomplet avec inversion dans la formation de *5c*. Ce cinquième quartette est aussi sensiblement plus volumineux que les macromères et il devient très difficile de distinguer ceux-ci des cellules voisines appartenant à l'ectoderme.

Dans une reconstruction renfermant 228 cellules, j'ai retrouvé les trois éléments du cinquième quartette et j'ai observé quatre cellules, de taille comparable à la leur et alternant avec eux. Ces cellules sont situées exactement aux points qu'occupaient auparavant les prolongements inférieurs pédonculés des cellules du quatrième quartette, et je pense que ces éléments sont formés par l'isolement de ces prolon-

gements. Ils représenteraient donc les cellules $4a^2$, $4b^2$ et $4c^2$, produites par division radiale vers le pôle végétatif.

J'ai déjà, à propos des stades 55 et 145, comparé le quatrième et le cinquième quartettes du Troque à ceux des autres animaux, et je pense inutile d'y revenir ici.

J'ai bien peu de chose à ajouter sur la suite du développement de l'endoderme chez mon animal. Ce n'est guère qu'au bout de cent dix heures environ que la cavité archentérique est nettement visible au centre de l'endoderme, alors subdivisé en nombreux éléments. C'est vers ce moment aussi que l'œsophage, devenu très long, se met définitivement en rapport avec la cavité gastrique. Un étranglement sépare celle-ci de l'intestin encore très court. Plus tard, j'ai vu le foie se former aux dépens de deux évaginations latérales presque symétriques de l'archentéron.

5° *Relation entre le plan sagittal de l'embryon et les deux premiers plans de segmentation.*

J'ai dû laisser en suspens cette question qui ne pouvait être abordée avec fruit qu'à la fin de l'étude de la segmentation et une fois l'orientation générale bien établie.

J'ai admis dès le début de mon exposition que le plan sagittal de l'animal ne coïncidait avec aucun des deux premiers plans de segmentation, mais était au contraire à peu près bissecteur de l'angle qu'ils forment entre eux.

M. Blochmann (**1882**) a admis cette même orientation pour la Néritine, v. Erlanger (**1892**) pour la Bythinie, M. Crampton (**1896**) pour *Ilyanassa*. Cela semble aussi ressortir des figures de M. Bobretzky (**1877**) sur *Fusus* et de M. Salensky (**1886**) sur le Vermet. Fol (**1875**, p. 114) l'indique nettement pour les Ptéropodes et l'adopte encore (**1876**) pour les Hétéropodes. M. Viguier (**1898**) l'accepte pour *Tethys*, MM. Fujita (**1895**) pour *Siphonaria*, Rabl (**1879**) et Holmes (**1900**) pour *Planorbis*, Lillie (**1895**) pour *Unio*, Meisenheimer

(**1901**) pour *Dreissensia,* Mead (**1897**) pour *Amphitrite* et *Clymenella,* Child (**1900**) pour *Arenicola,* Treadwell (**1901**) pour *Podarke,* Whitmann (**1878** et **1887**) pour *Clepsine*, Lang (**1884**), pour *Discocœlis.*

Au contraire, M. Hatschek (**1880**) pense que le premier plan de segmentation chez le Taret est perpendiculaire au plan sagittal. M. Wilson (**1892**) a observé la même relation chez *Nereis*. MM. Conklin (**1897**) chez *Crepidula,* Heymons (**1893**) chez *Umbrella,* Eisig (**1898**) chez *Capitella,* ont fait de même. Cette opinion est admise aussi par M. Carazzi (**1900**-*a*) pour l'Aplysie, mais sans qu'il en donne aucune raison, tandis que M. Blochmann (**1883**) avait orienté ce même animal comme je l'ai fait pour le Troque. Il semble que MM. Crampton (**1894**, fig. 2 pl. V) et Wierzejski (**1897**, p. 389) aient adopté l'orientation de M. Wilson pour la Physe, mais M. Holmes (**1900**, p. 431) place le même animal parmi les types à orientation inverse. M. Kofoid (**1895**, p. 45), pour imiter MM. Wilson et Conklin, oriente transversalement le premier plan de clivage de *Limax,* tandis que M. Meisenheimer (**1896**, p. 427 et 436) pour le même genre, place ce plan obliquement, comme je le fais. M. Heath, (**1899**, p.579) dit qu'il n'a pas pu s'assurer des rapports d'orientation des premiers clivages avec les axes de l'animal, chez *Ischnochiton,*

Il y a là deux opinions qui semblent contradictoires, puisque le premier plan paraîtrait, dans un cas, isoler les matériaux de la moitié antérieure du corps, dans l'autre ceux de la moitié antéro-latérale.

Mais les différences diminuent si l'on remarque que, quel que soit l'animal considéré, les quatre branches de la croix ectodermique (ou les cellules qui les représentent) finissent toujours par être placées dans les plans cardinaux de l'embryon, antéro-postérieur et transversal. Que si on regarde l'embryon par le pôle opposé, toujours, après la formation du quatrième quartette, le sillon polaire est oblique au plan sagittal d'avant en arrière et de droite à gauche chez les formes normales : comparez ma figure 54, planche XVI avec la figure 52, planche V, de M. Conklin, (**1897**), la figure 16, planche XV, de

M. Heymons (**1893**), la figure 21, planche VIII, de M. Viguier (**1898**), la figure 38, planche VI, de M. Kofoid (**1895**), la figure 12, planche I, de M. Crampton (**1896**), la figure 34, planche II, de M. Eisig (**1898**), où (B^4 marque l'extrémité antérieure), les figures 16 et 17, planche XXXV de M. Lang (**1884**), etc.

Les choses sont moins nettes pour les Annélides de M. Mead (**1897**), bien qu'on puisse y retrouver encore des traces de cette disposition, (fig. 23, pl. XI, p. ex.) parce que le développement du premier somatoblaste *2d* trouble les rapports normaux des éléments. Il en est de même chez *Ischnochiton*, où le sillon polaire est très court et n'a même pas, d'après M. Heath (**1899**), de relations constantes avec l'ensemble, et chez l'Aplysie, où les figures 3, page 86, et 4, page 87, de M. Carazzi (**1900**-*a*) montrent le macromère *4A* entièrement écarté de ses congénères par l'immense développement des cellules *4a* et *4b*. Mais toujours il est facile de constater que les mêmes groupes d'éléments occupent des places correspondantes.

M. Lillie (**1895**), ne donne aucun détail sur la formation du quatrième quartette, non plus que M. Meisenheimer (**1901**). M. Wilson n'a pas suivi la production de ce quartette chez *Nereis*, mais les figures des stades les plus avancés qu'il représente, dans lesquels la formation du quatrième quartette a certainement eu lieu (**1892**, fig. 62-63, pl. XVIII et 79, pl. XIX ; et **1898**, fig. 2-*B*, p. 5, p. ex.) montrent encore le sillon inférieur placé dans la même direction. Cette orientation est encore visible pour *Aricia* (Wilson, **1898**, fig, 2-*A*, p. 5) même après la formation du cinquième quartette. Dans le cas des types à segmentation inverse, tels que le Planorbe, le sillon polaire inférieur est oblique d'avant en arrière et de gauche à droite (Holmes, **1900**, fig. 14, pl, XVIII, où $2b^{22}$ indique l'extrémité antérieure du plan sagittal). Nous n'avons aucune donnée sur le quatrième quartette de *Fusus*, de *Vermetus*, de *Clepsine* et nous n'en avons que de fort incomplètes sur celui des Ptéropodes et celui des Hétéropodes.

D'autre part, qu'est-ce qui permet d'orienter d'une façon précise

les embryons ? c'est la division bilatérale de *4d*. Les deux cellules qui en proviennent donnent naissance aux traînées mésodermiques, qui sont symétriques par rapport au plan sagittal de la larve ; il est donc naturel de considérer que le plan de séparation de ces cellules $4d^1$ et $4d^2$ représente dès le début le plan sagittal de l'animal. Cette remarque permet immédiatement de donner raison à M. Blochmann contre M. Carazzi dans l'orientation de l'embryon de l'Aplysie : il est clair que, d'après la figure 4, page 87 de M. Carazzi et aussi, mais moins nettement, d'après la figure 3, page 86, où les cellules n'ont pas encore pris leur place définitive, l'extrémité antérieure du plan sagittal est marquée par *4b* (=*4B* de M. Carazzi) et non par la cellule *4A* (=*A*) comme le ferait croire l'orientation des figures.

Mettant à part les cas douteux et ceux où la segmentation n'a pas été complètement suivie, on s'apercevra bien vite que la catégorie d'animaux (*Nereis, Crepidula, Umbrella, Capitella*), dans laquelle le premier sillon est décrit comme transversal au plan sagittal, renferme les formes dont les macromères sont volumineux, après l'émission du quatrième quartette. Ainsi chez *Capitella* et surtout chez *Crepidula*, ils sont beaucoup plus gros que le quatrième quartette et notamment que *4d*. Chez *Nereis* le quatrième quartette est réduit à de très petites cellules, tandis que les macromères sont énormes. Chez *Umbrella*, ces deux sortes d'éléments sont de taille comparable, mais beaucoup plus volumineux que les trois générations d'ectomères. Dans tous les autres exemples, ou bien les macromères sont très petits par rapport aux éléments du quatrième quartette (*Trochus, Neritina, Tethys, Aplysia, Discocœlis*), ou bien le quatrième quartette et les macromères sont tous de taille relativement petite, comparable à celle des micromères ectodermiques, quelquefois même moindre que la dimension de quelques-uns d'entre eux (*Unio, Dreissensia, Amphitrite, Clymenella, Arenicola, Planorbis, Podarke*).

Tout semble donc se réduire à une différence de taille entre les éléments. M. Meisenheimer (**1901**, p. 17-18) a bien remarqué cette relation et a cherché à expliquer l'orientation différente des premiers

sillons de *Dreissensia* et de *Nereis*, par la différence de dimension du premier somatoblaste *2d* de ces deux animaux. Le premier somatoblaste définit pour lui la région postérieure. Chez *Dreissensia* cet élément est plus gros que le macromère *2D* dont il se sépare ; il constituait donc la majeure partie de la cellule mère, *1D*, de ces deux éléments. Son plan de symétrie diffère par suite très peu de celui de *1D*, et alors, si l'on considère *2d* comme indiquant la région postérieure, il est naturel de regarder la cellule mère *1D* comme occupant la même situation, tandis que la petite cellule fille *2D* paraîtra avoir tourné dans le sens læotropique. Le premier somatoblaste *2d* semblera donc avoir conservé la place du macromère *1D*, et, comme *2d* définit la région postérieure, il faudra admettre que le macromère *1D* occupait aussi dès le début la région postérieure. Au contraire, si la cellule *2d* est relativement petite, comme chez *Nereis*, elle paraîtra rejetée de côté dans le sens læotropique par rapport au gros élément *2D*, et comme elle se trouvera nécessairement dans le sillon séparatif de *2C* et de *2D*, ce sillon paraîtra, comme la petite cellule en question, occuper la région postérieure du plan sagittal.

L'explication est très simple et très ingénieuse, mais il faut la modifier pour pouvoir l'appliquer au Troque et à *Crepidula*, par exemple. Ces deux animaux, en effet, n'ont ni l'un ni l'autre de premier somatoblaste différencié et plus volumineux que les autres éléments du deuxième quartette. L'explication précédente ne peut donc plus convenir. Mais il suffit d'appliquer le même raisonnement au deuxième somatoblaste *4d* et aux autres éléments du quatrième quartette pour avoir une explication satisfaisante. Chez *Crepidula* en effet, le quatrième quartette tout entier est très petit comparativement aux macromères (voyez ma fig. XXIII 2 et 4) : il paraîtra donc tourner par rapport aux macromères immobiles ; *4d* occupant le deuxième sillon de segmentation, entre *4C* et *4D*, et étant par définition postérieur, ce sillon paraîtra avoir été dès le début dans la direction antéro-postérieure. Chez le Troque au contraire, le quatrième quartette est énorme par rapport aux macromères *4A-4D* : ce seront les macro-

mères qui paraîtront avoir tourné (fig. XXIII, 1 et 3) tandis que le quatrième quartette semblera avoir conservé la position des cellules mères *3A-3D* ; en particulier *4d*, postérieur par définition, semblera conserver la position de sa cellule mère *3D* dont il constitue la plus grosse fraction ; c'est à dire que le macromère *D* paraîtra avoir été postérieur dès le début, et par conséquent les deux premiers plans de clivage sembleront avoir été obliques au plan sagittal.

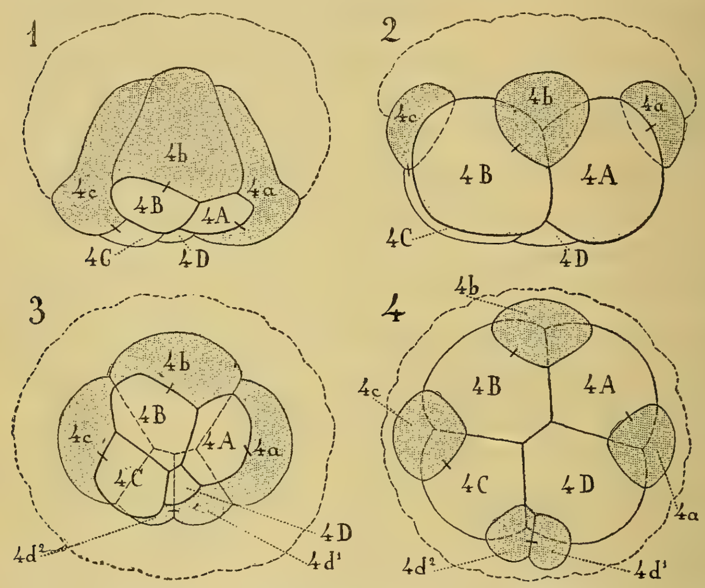


Fig. XXIII. — Rapports du quatrième quartette avec les macromères. Le quatrième quartette est ombré. — 1. Troque vu par la région antérieure. — 3. Le même vu par le pôle végétatif. — 2. *Crepidula*, vue antérieure (Imité de Conklin, 1897, fig. 34. pl. III. — 4. La même, pôle végétatif (Ibid. fig. 52, pl. V).

En somme, c'est le développement excessif des macromères qui masque chez certains animaux la disposition normale, mais il faut bien remarquer que, de toute façon, les mêmes cellules ont toujours les mêmes rapports entre elles et donnent toujours les mêmes régions du corps et probablement les mêmes organes. Il ne paraît donc pas exact de dire que le premier sillon sépare dans un cas la région antérieure de l'animal, dans l'autre la région antéro-latérale : c'est là une illusion due à la différence de taille de quelques éléments.

6° *Torsion.*

A. Description.

Nous avons laissé notre animal avec les rudiments de ses principaux organes : il possède maintenant (fig. 79, pl. XVIII) un voile bien développé et un pied réduit encore à un simple tubercule mousse; entre le voile et le pied est la bouche avec un œsophage rudimentaire qui ne communique pas avec l'archentéron; au-dessous du pied, sur la même face que lui, un bourrelet saillant, s'atténuant sur les côtés, représente le manteau, et entre ces deux organes, c'est-à-dire sur la face ventrale, une involution du tégument indique la future cavité palléale. Dorsalement et inférieurement, la coquille a fait son apparition : d'abord en forme d'écuelle, elle n'a pas tardé à prendre une forme incurvée vers le dos, et même, chez *Trochus striatus*, un enroulement nautiloïde nettement visible. L'enroulement de cette coquille a lieu vers le dos, c'est-à-dire que sa courbure est au début nettement exogastrique. Le Troque est donc disposé à ce moment dans sa coquille exactement comme un Nautile, et la ressemblance est d'autant plus complète que l'animal est d'abord symétrique bilatéralement, autant qu'on en peut juger de l'extérieur.

Mais les choses ne tardent pas à se modifier. Au bout d'un temps assez variable, mais dont la moyenne est d'une trentaine d'heures après la ponte, l'asymétrie commence à se manifester au dehors : il se produit un mouvement de torsion de la partie postérieure de l'animal par rapport à l'antérieure. Comme la coquille et le sac viscéral qu'elle recouvre sont déjà bien différenciés, et que l'enroulement de cette coquille s'accentue encore pendant le phénomène, le mouvement est bien visible sur l'animal vivant. Mais cet ensemble de la coquille et du sac viscéral étant plus volumineux que la partie antérieure du corps, laquelle comprend le voile, la bouche et le pied, c'est ce dernier ensemble qui paraît se mettre en mouvement, la région postérieure

restant fixe. C'est surtout le pied, bien visible à cause de sa saillie, qui semble se déplacer autour de ce qu'on pourrait appeler le cou de l'animal. On est si habitué à considérer comme ventral le côté vers lequel s'enroule la coquille, et comme dorsal le côté convexe de celle-ci, que l'on est tenté de croire que le pied se forme sur la face dorsale de l'animal, puis glisse sur le côté droit du cou, pour gagner enfin sa place normale du côté ventral (fig. 79-82, pl. XVIII). C'est là, bien entendu, une simple apparence et en réalité, anatomiquement et morphologiquement, c'est la partie antérieure du corps, voile et pied, qu'il faut considérer comme fixe, et le sac viscéral comme se déplaçant en sens inverse du mouvement apparent.

La réalité est donc un mouvement de rotation de 180° de toute la partie du corps située en arrière du pied, autour d'un axe longitudinal à peu près perpendiculaire au champ du voile. Par suite de ce mouvement, la région moyenne du corps est tordue sur une longueur assez faible, et la région postérieure est déplacée par rotation, mais non tordue. Il faut distinguer ce mouvement, auquel je conserve le nom de « torsion » proprement dite, de « l'enroulement » en spirale du sac viscéral que nous avons vu commencer avant la torsion, et aussi du mouvement que M. Amaudrut (**1898**. p. 256) a très heureusement désigné sous le nom de « flexion » ventrale. Ce dernier consiste en un développement plus grand du côté dorsal de la larve, qui fait saillir le milieu du dos et détermine la courbure en U du tube digestif supposé primitivement rectiligne. Ce mouvement, qui rapproche la bouche de l'anus, en ramenant celui-ci sur la face ventrale, n'est que virtuel chez le Troque, car la formation de l'anus est très tardive et le tube digestif ne prend que fort tard la forme d'un tube bien défini. Néanmoins, considérant la position morphologique de l'anus dans la cavité palléale, et observant sa distance de la bouche, il est facile de s'apercevoir que cette distance s'accroît très peu tandis que l'ébauche du tube digestif, pénétrant dans la saillie du sac viscéral, s'allonge considérablement : on peut donc admettre ici aussi l'existence d'une flexion ventrale du corps. Quant à la courbure exogastrique que j'ai

signalée plus haut, elle est limitée au sac viscéral et représente le début de l'enroulement de ce sac.

Le mouvement de torsion s'achève entièrement en six à huit heures et peut très facilement être suivi sur l'animal vivant. Pendant qu'il se produit, la coquille se développe sensiblement, surtout chez *Trochus conuloïdes*, où elle a encore la forme d'une écuelle quand le mouvement commence, tandis qu'elle est nettement nautiloïde lorsqu'il est achevé. Alors les ornements spéciaux que j'y ai signalés plus haut cessent de se produire et elle devient à peu près hyaline, comme l'est dès le début celle des autres espèces. *Trochus striatus* présente une coquille nautiloïde dès avant la torsion, tandis qu'elle reste peu différenciée chez *Trochus magus*. *Trochus striatus* est donc le type le plus favorable à l'observation de ce phénomène, et c'est pourquoi j'ai choisi cette espèce pour mes figures 78-82, planche XVIII. Le pied subit des changements assez importants pendant son déplacement apparent : d'abord simple tubercule bilobé peu saillant, il s'allonge notablement et prend peu à peu la forme d'un triangle ayant une pointe en arrière. Avant que la torsion soit achevée, apparaît sur sa face dorsale le premier rudiment de l'opercule : c'est d'abord une simple membrane cuticulaire très fine et entièrement hyaline. Le manteau n'éprouve guère de modifications; le bourrelet qui le constitue se borne à s'accentuer et à s'étendre sur les côtés vers la face dorsale, tendant à entourer le corps.

C'est pendant la torsion ou aussitôt après que se produit l'éclosion chez *Trochus magus* ; mais son époque est très variable. Au moment où elle va avoir lieu, la coque de l'œuf devient molle ; le mouvement des cils la déforme, comme il ferait d'une membrane flexible, puis elle devient tout à fait diffluente et disparaît presque entièrement. La larve nage alors librement grâce aux mouvements actifs des cils de son voile. De temps en temps, elle arrête ses cils et les fait converger vers le haut, au-dessus du centre du champ du voile ; elle se laisse alors tomber au fond du liquide où elle reste quelque temps entière-

ment immobile. Puis elle reprend ses évolutions rapides. L'éclosion de *Trochus striatus* et de *Trochus conuloïdes* a lieu à un stade plus avancé du développement.

La constatation de la torsion chez les Gastéropodes n'est pas chose nouvelle. On peut en reconnaître des traces, au moins pour les organes internes, dans les figures de M. Bütshli (**1877**) sur la Paludine, mais c'est, je crois, M. Boutan qui a le premier remarqué son existence. Dans son mémoire sur la Fissurelle (**1885**, p. 87-88, fig. 15, pl. XXXVIII et fig. 1, 2, 3, 5, 7, pl. XXXIX) il a décrit et figuré la torsion avec la plus grande netteté, sans en reconnaître toutefois la véritable signification. Peu après, la torsion était figurée par M. Patten (**1886**) chez la Patelle : il suffit de comparer les figures 58 et 66 de cet auteur pour reconnaître que les choses se passent chez la Patelle exactement comme chez le Troque et la Fissurelle : la courbure de la coquille, d'abord exogastrique, devient endogastrique à la suite d'une torsion de 180° de la partie postérieure du corps; malheureusement, l'auteur ne décrit nullement le phénomène et c'est seulement en regardant ses figures que l'on peut s'apercevoir de son existence. On reconnaît aussi ce mouvement de rotation dans le travail de M. Salensky (**1886**) sur le Vermet : les figures *B'* et *E'*, planche XXVI, montrent clairement la cavité palléale sur la face ventrale et déjà un peu sur le côté droit de l'animal; dans les figures *F'* et *G'*, elle est tout à fait à droite, et dans H' elle atteint la face dorsale. L'auteur lui-même a remarqué qu'elle ne se formait pas dans sa situation définitive, puisqu'il dit (p. 676) que cette cavité apparaît d'abord sur le côté droit du corps. V. Erlanger (**1891**, p. 355, fig. 1-13, pl. XXI) a figuré et entièrement décrit le phénomène chez la Paludine, où la torsion est peu visible de l'extérieur. Enfin, depuis que j'ai indiqué (**1898**, et **1900**, p. 412-413) le processus très visible qui s'observe chez le Troque, en l'interprétant comme la torsion caractéristique des Gastéropodes, M. Boutan l'a observé et décrit chez *Acmæa* et *Haliotis* (**1899**, p. 263 et 271). Chez le premier de ces animaux, la torsion est même remarquable par sa rapidité, puisqu'elle

a lieu en quelques minutes. Le phénomène n'est donc rien moins qu'isolé et il offre, dans tous les cas où il a été constaté, une ressemblance remarquable : il s'agit toujours d'un déplacement de la cavité palléale allant de la face ventrale à la face dorsale en passant sur le côté droit du corps, c'est-à-dire d'une rotation de la moitié postérieure autour d'un axe longitudinal.

Pour les Opisthobranches et les Pulmonés, il n'y a pas d'observation nette. M. Boutan (**1899** p. 283) ne croit même pas à l'existence d'une véritable torsion chez ces animaux : l'asymétrie de l'adulte serait produite, d'après lui, par un déplacement peu étendu de l'anus et du rectum, qu'il appelle « déviation larvaire », et qui n'affecterait pas le reste du corps. Il ne faut pas oublier cependant que M. Rabl a décrit chez le Planorbe le déplacement de la glande coquillière vers le côté droit du corps de l'animal, en même temps que le déplacement du point anal (**1879**, p. 614, fig. 25-B et 26-B, pl. XXXIV). D'ailleurs le mouvement de l'anus que M. Boutan admet chez ces animaux semble bien être la trace d'une torsion au moins incomplète, dont l'anatomie du tube digestif (Amaudrut, **1898**, p. 251-254) et surtout du système nerveux (Pelseneer, **1893**, Guiart, **1901**, etc.), nous oblige à admettre l'existence [1].

B. Théories sur la torsion.

Sans vouloir exposer en détail la volumineuse bibliographie de la question si discutée de la torsion des Gastéropodes, puisque je décris seulement chez le Troque les phénomènes externes de ce processus, il me semble indispensable de donner un aperçu rapide des principales théories qui ont été proposées à ce sujet. Les premières hypothèses avaient surtout pour objet d'expliquer l'enroulement dextre ou sénestre de la coquille, mais il n'est pas inutile d'en tenir compte,

[1] Au moment où ces lig es sont sous presse, paraît un important mémoire de M. Boutan, dans lequel il démontre l'existence chez les Opisthobranches d'une torsion véritable, mais de moins de 180° (Boutan, 1902. La détorsion chez les Gastéropodes. *Archives de Zoologie Exp.* 3e série X p. 241-268, pl. XI.)

car on ne distinguait pas anciennement cet enroulement de la torsion véritable.

En dehors de la théorie de M. Bourguignat (*ap.* Locard, **1881**), qui fait intervenir des actions électro-magnétiques, il n'est guère d'organe qui n'ait été mis en demeure d'expliquer la torsion des Gastéropodes. Je ne vois que le système excréteur et aussi le système nerveux auxquels on n'ait pas fait appel dans ce but.

La torsion expliquée par :
a. le Système nerveux.

Encore pourrait-on, à la rigueur, rattacher au système nerveux la théorie que M. Amaudrut (**1898**, p. 261) a imitée de M. E. Perrier (**1897**, p. 2072, note), et qui fait intervenir la volonté de l'animal. Cette explication a l'inconvénient de supposer le Lamarckisme et de faire intervenir des facultés psychiques chez des larves dont le système nerveux est encore tout à fait rudimentaire ; chez le Troque, il ne se différencie nettement que plus de vingt-quatre heures après la torsion.

Le système nerveux intervient seul également dans les remarques de H. de Lacaze-Duthiers, qu'il est impossible de passer sous silence bien qu'elles ne visent pas à être une explication. En **1859**, il décrit chez *Haliotis* le croisement en huit de chiffre qui fait passer à gauche, par dessus le tube digestif, la branche de la commissure viscérale née du ganglion pleural droit, tandis que la branche née du ganglion gauche passe à droite, sous l'intestin. Le système nerveux paraît donc avoir éprouvé une torsion qui rejette à gauche la branche née à droite et le ganglion supra-intestinal situé sur son trajet. « Que l'on imagine, dit alors H. de Lacaze-Duthiers (**1859**, p. 276-277) le *ganglion branchio-palléal de gauche* détaché avec la branchie ainsi que les cordons qui l'unissent au reste du système nerveux, et rejeté à droite, le tube digestif passera par le collier ordinaire..... Si, dans beaucoup de Pectinibranches de Cuvier, la branchie est à gauche, il faut cependant normalement la considérer comme étant toujours

droite ; elle s'est déplacée par déformation du corps, et le système nerveux peut servir à la remettre en position ; donc ici la branchie, que l'on appelle naturellement *gauche*, est, si l'on remet les parties dans leur place en prenant le système nerveux pour guide, la branchie droite.» Et il revient sur cette idée en **1860** p. 257, et en **1870**, p. 43-46.

Il résulte évidemment de ces remarques que, pour faire un Prosobranche streptoneure avec un animal à commissure non croisée passant sous l'intestin, il suffirait de tordre la partie postérieure de cet être de 180° autour de l'intestin comme axe longitudinal.

Il semble que l'on n'ait pas compris tout d'abord la portée de ces observations fort simples, mais d'importance capitale pour la morphologie des Prosobranches : on semblait croire que si une pareille torsion de droite à gauche avait réellement eu lieu, le pied aurait dû être entraîné dans le mouvement et passer sur la face dorsale. C'est ainsi que v. Jhering (**1877**-*a*, p. 91-93) niait l'existence de tout lien entre la torsion du système nerveux et le déplacement des branchies. Mais sa théorie compliquée n'a plus de raison d'être, aujourd'hui que l'on a constaté l'existence réelle de la torsion.

b. le Cœur.

Grant (**1827**, p. 122-123), voyant la partie antérieure du corps de *Buccinum undatum* et de *Purpura lapillus* être rejetée de côté par les pulsations violentes du cœur larvaire, supposait que ce mouvement était capable de donner au corps de ces animaux, et par suite à leur coquille, une forme courbée, le cœur étant placé du côté convexe de la courbe ; c'était l'origine de l'asymétrie. Mais il est à peine nécessaire de faire remarquer que le plus souvent le cœur n'apparaît que longtemps après la torsion et qu'une action de ce genre est bien peu vraisemblable.

c. le Voile.

Carus, après avoir observé le mouvement de rotation que les larves de Mollusques prennent dans leur coque sous l'action de leur voile,

— mouvement qu'il ne s'expliquait d'ailleurs que très imparfaitement (**1823** et **1827**) — imagina de faire intervenir ce mouvement pour rendre compte de l'asymétrie des Gastéropodes. Si la rotation s'exerce dans un sens déterminé et si l'embryon est quelque peu allongé et plastique, la partie postérieure, passive, de son corps doit avoir tendance à rester en retard sur l'antérieure qui est active. De la sorte, « l'enroulement [et la torsion] ne serait que le schéma figé du mouvement » (**1832**, p. 37). Le sens de rotation des embryons est moins variable qu'on ne serait tenté de le croire au premier abord. Ainsi, chez le Troque, en regardant par le pôle apical, je n'ai jamais vu les larves tourner nettement en sens inverse des aiguilles d'une montre ; mais c'est précisément là ce qu'il faudrait pour que l'action admise par Carus puisse produire la torsion et l'enroulement normaux des Gastéropodes. Et puis les mouvements sont cependant trop désordonnés pour avoir une pareille action : l'animal pivote dans toutes les directions possibles, depuis la rotation autour de l'axe longitudinal jusqu'à la culbute autour d'un axe transversal.

d. la Paroi du corps.

MM. Spengel et Bütschli font intervenir, pour expliquer la torsion, le déplacement de toute une série d'organes environnant l'anus, déplacement qui serait dû à un inégal développement de la paroi du corps.

Le premier (**1881**) part d'un être hypothétique symétrique, à intestin rectiligne, avec deux branchies situées des côtés de l'anus et une commissure viscérale non tordue, ventrale. Il semble alors admettre, sans le dire positivement, que l'anus se déplace vers le dos, d'arrière en avant, sur la ligne médiane, par suite d'un arrêt de développement de la paroi dorsale antérieure. Pendant ce temps les organes voisins de l'anus doivent exécuter autour de lui une rotation de 180°, de façon à faire passer à gauche la branchie droite et la partie voisine de la commissure viscérale. On obtient ainsi un animal ressemblant à une Fissurelle, avec deux branchies antérieures et une

commissure croisée. La disparition de la branchie devenue droite donnerait les autres Prosobranches.

Mais M. Bütschli (**1887**), tout en admettant le fond même de cette ingénieuse théorie, et partant d'un animal hypothétique tout semblable, fait remarquer qu'un pareil déplacement de l'anus sur la ligne médiane dorsale n'est pas vraisemblable ; l'anus, dit-il (p. 208) est toujours situé dans la gouttière palléale : c'est là, du côté droit, qu'on le trouve avec la branchie chez les Tectibranches. Il est donc naturel d'admettre que l'anus et les organes voisins se bornent à progresser d'arrière en avant du côté droit, sans quitter cette gouttière. Or, comme le montrent les figures 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*, pl. XI, de l'auteur, ce déplacement du complexe anal, auquel s'ajoute l'approfondissement de la cavité palléale, peut amener le croisement de la commissure viscérale et produire une rotation apparente des organes autour de l'anus. Pour amener ce mouvement, il suffit d'admettre qu'une étroite zone de la paroi du corps située à droite, entre la bouche et la région anale, cesse de croître, tandis que tout le reste de la gouttière palléale continue à se développer. Il est bien entendu que cette croissance inégale doit être localisée dans la gouttière palléale, car le pied d'une part et le manteau de l'autre ne prennent pas part à la torsion. M. Bütschli crut trouver dans le développement de la Paludine la confirmation de sa théorie ; sur sa planche XII, on trouve superposés les croquis de trois stades de l'embryogénie de cet animal, montrant que la distance de la bouche à l'anus change à peine pendant le cours du développement. V. Erlanger aussi (**1891**) dans son beau mémoire sur l'embryologie du même animal, semble avoir trouvé l'accord entre l'hypothèse et les faits assez satisfaisant.

Cependant M. Amaudrut (**1898**, p. 260) fait remarquer avec raison que le mouvement admis dans cette théorie, explique difficilement comment des organes d'abord situés au-dessous du tube digestif peuvent passer au-dessus ; il explique moins bien encore la torsion si visible des organes antérieurs de l'adulte, œsophage et poches, gaine radulaire, etc. Dans la théorie de M. Bütschli il n'y a pas en effet de

torsion véritable, mais seulement une sorte de flexion latérale du tube digestif autour d'un axe dorso-ventral. Lui-même fait remarquer (p. 209) qu'il ne s'agit pour lui que d'une rotation apparente (*scheinbare Rotation*) des organes autour du tube digestif. Or cette rotation de la partie postérieure du corps se produit réellement au cours de l'ontogénie, et elle a lieu autour d'un axe longitudinal, c'est-à-dire perpendiculaire à celui admis par l'auteur. Son hypothèse ne peut donc expliquer tous les faits d'une façon satisfaisante.

e. le Tube digestif.

M. Sarasin (**1883**) s'adresse au tube digestif pour expliquer les phénomènes qui nous occupent. Cet organe est, au début, rectiligne, dit-il, et il est fixé par ses deux extrémités à l'ectoderme ; or, il s'accroît plus vite que l'ensemble du corps ; il doit donc se replier ; cela suffit à expliquer la torsion. Considérons en effet, dit l'auteur (p. 32-34), un cordon élastique rectiligne, une baguette de caoutchouc, par exemple, et supposons qu'il s'allonge régulièrement, ses deux extrémités étant parfaitement fixées; ou bien, ce qui revient au même, rapprochons peu à peu l'une de l'autre les deux extrémités du cordon, sans les tordre : le cordon se courbera d'abord en arc, puis brusquement formera une boucle, dans un sens d'ailleurs quelconque. Or si nous avons marqué sur le cylindre deux génératrices, considérées l'une comme ventrale, l'autre comme dorsale, nous verrons que la génératrice ventrale à ses deux extrémités, subit une torsion de 180°, de façon à devenir dorsale au milieu de la boucle (fig. 117, pl. V de l'auteur). Ou bien, si l'on traverse le cylindre par une tige perpendiculaire à sa direction, on verra que, une fois la boucle formée, l'extrémité droite primitive de la tige a passé à gauche et réciproquement. Si l'on suppose que le même phénomène se produise pour le tube digestif et que les organes voisins, branchies, reins et commissure, soient entraînés dans son mouvement, la torsion est expliquée.

Mais v. Erlanger (**1892** *b*, p. 405) fait remarquer qu'il est bien difficile de comparer l'intestin à un cordon de caoutchouc, et MM. Fi-

scher et Bouvier (**1892**, p. 165, note 1) se demandent si la croissance du tube digestif est bien aussi régulière que M. Sarasin est obligé de l'admettre. Il faut remarquer aussi que de pareilles boucles intestinales existent chez un très grand nombre d'animaux sans amener de torsion et sans entraîner les reins ou le système nerveux. Enfin le plus souvent — et c'est le cas du Troque — le tube digestif est encore à peine différencié et nullement cylindrique au moment où la torsion se produit; l'anus n'est pas formé, la bouche n'est pas encore ouverte, de sorte que l'intestin n'est pas fixé à la paroi du corps par ses deux extrémités, ce qu'exige impérieusement la théorie en qnestion.

f. la Coquille.

C'est la coquille que fait intervenir M. Lang (**1891** et **1898**, t. II, p. 164-170). Il part comme M. Bütschli d'un ancêtre chitoniforme ou plutôt patelliforme avec cavité palléale postérieure contenant une paire de branchies et l'anus. Pour permettre une meilleure protection de l'animal, la coquille contenant les viscères est supposée s'élever en forme de cône allongé, de façon que l'animal puisse s'y retirer tout entier (Lang, **1898**, fig. 129. p. 167). Mais cette coquille conique devenant très élevée ne peut se maintenir en équilibre dans sa situation verticale, perpendiculaire à la sole pédieuse : elle doit fatalement s'incliner vers l'horizontale. Si elle s'incline en avant (fig. 130, p. 167) elle gêne la progression et les organes sensoriels céphaliques; si elle s'incline en arrière (fig. 131, p. 168), ce sont au contraire la cavité palléale et les branchies qui se trouvent comprimées et dont le fonctionnement est rendu impossible. Reste donc la chute latérale. C'est généralement vers la gauche que se porte la coquille (fig. 132, p. 168). Mais alors la partie gauche de la cavité palléale se trouve comprimée plus fortement que la droite : il en résulte que les organes palléaux doivent tendre à s'échapper vers la région de moindre pression, c'est-à-dire vers la droite. De plus, la coquille conique, placée transversalement sur la gauche, ne peut se maintenir dans cette position :

la progression doit la ramener forcément en arrière, d'où nouvelle impulsion qui chasse encore plus loin à droite et en avant la cavité palléale ; celle-ci finira donc par devenir nucale et du même coup le système nerveux sera devenu chiastoneure par un procédé identique à celui admis par M. Bütschli.

Cette très ingénieuse hypothèse rencontre d'abord les mêmes difficultés que celle de M. Bütschli qu'elle est destinée à compléter, et de plus M. Plate (**1896**, p. 179-182) a fait observer qu'il n'était pas probable que la coquille puisse prendre la forme d'un cône élevé sans être obligée par la progression de s'incliner ou même de s'enrouler tout aussitôt en arrière. Sa chute sur le côté, à angle droit avec le plan de symétrie, n'est pas vraisemblable, car la force qui agira par la suite pour la ramener en arrière dans ce plan, doit agir dès le début. Admettant néanmoins que la coquille ne se place pas immédiatement dans le plan de symétrie, mais seulement à 45° de ce plan vers l'arrière, par exemple, le mouvement de cette coquille vers la ligne médiane postérieure pourra bien repousser la cavité palléale d'une certaine quantité vers la droite, mais une fois la coquille parvenue dans sa situation définitive, un état d'équilibre sera atteint et il n'y aura plus de raison pour que la cavité continue son mouvement jusque sur la nuque de l'animal. Tout ce qu'on pourra obtenir ainsi, c'est une sorte de Tectibranche, mais non un Prosobranche chiastoneure. De plus, la forme de la coquille larvaire des Gastéropodes ne confirme nullement la théorie : si l'hypothèse était vraie, la coquille devrait commencer par avoir la forme d'un cône rectiligne et s'incurver ensuite ; or, cela n'est pas : dès son apparition elle montre une tendance à s'enrouler. A ces arguments, M. Boutan, (**1899**, p. 220) ajoute que les embryons ne rampent nullement au moment où la torsion se produit : ils nagent le voile en haut, et par suite la pesanteur de la coquille ne peut agir comme le voudrait M. Lang.

g. le Muscle columellaire.

MM. Fischer et Bouvier (**1892**, p. 185) font jouer un certain rôle dans la torsion au muscle columellaire. Leur théorie n'est que celle de M. Lang, modifiée sur ce seul point accessoire. Ils admettent que le muscle columellaire, d'abord inséré symétriquement sur la coquille encore verticale, « prit une insertion asymétrique sur le côté inférieur de celle-ci dès qu'elle vint à s'incliner à gauche, et que se dirigeant lui-même progressivement en arrière, il entraîna la coquille dans son mouvement. » Les savants auteurs ne donnent malheureusement pas d'autres détails sur les conditions de ce déplacement de l'insertion du muscle. Et leur théorie, n'étant dans ses grands traits que celle de M. Lang, se heurte aux mêmes obstacles que celle-ci.

h. le Foie.

Voici maintenant intervenir le foie : M. Plate (**1896**, p. 184-185) part encore d'un Præhipidoglosse symétrique, analogue au Chiton mais avec coquille de Patelle et cavité palléale postérieure, contenant deux branchies, (fig. *A*. et *B*., p. 173 de l'auteur). Chez le Chiton, tandis que tous les organes sont rigoureusement symétriques, le foie seul ne l'est pas : son lobe gauche est plus volumineux que le droit. Supposons qu'une pareille asymétrie se développe progressivement chez le Præhipidoglosse ; ne pouvant déprimer la sole pédieuse, ce foie gauche devra nécessairement croître vers le dos auquel il fera faire une hernie dans la région postérieure gauche. Mais pour maintenir l'équilibre, ce rudiment de sac viscéral devra tout aussitôt s'incliner vers la droite, en même temps que la résistance de l'eau à la progression devra le pousser aussi en arrière (fig. *F. Fa.*, p. 185). La présence de ce sac asymétrique à droite et en arrière exercera une traction plus forte sur le bord gauche du manteau, ce qui devra accélérer sa croissance de ce côté, et si le développement du côté gauche est plus rapide que celui du côté droit, la cavité palléale

devra être repoussée à droite et en avant, selon le mouvement admis par M. Bütschli.

Naturellement cette hypothèse prête le flanc aux mêmes critiques que celle de M. Bütschli. Et de plus, MM. Boutan (**1899**, p. 245) et Thiele, **1901** p, 14), ont fait remarquer que l'asymétrie du foie peut très bien être la conséquence de la torsion et non sa cause, et qu'une glande, par suite de sa plasticité, paraît plus propre à se mouler passivement sur les autres organes, qu'à les obliger à se déplacer. Ajoutons que la torsion a le plus souvent lieu bien avant que le foie soit différencié et que cet organe peut être asymétrique chez certains animaux sans déranger nullement la parfaite symétrie du reste du corps : c'est le cas du Chiton, que M. Plate rappelle lui-même, et de certains Lamellibranches, tels que *Dreissensia* (Meisenheimer, **1901**, p. 92).

i. le Pied et le Manteau.

M. P. Pelseneer (**1893**, p. 127-128, et **1894**, p. 86) s'adresse pour expliquer la torsion à un antagonisme du pied et du manteau. Tout se ramène pour lui à la flexion ventrale, qui existe chez tous les Mollusques à l'exception des Amphineures. Par ce mouvement l'anus se rapproche de la bouche sur la ligne médiane ventrale, entraînant avec lui le manteau et la coquille. A cette flexion s'ajoute chez les Gastéropodes une torsion latérale vraie, qui en est la conséquence.

« En effet, dit l'auteur (**1893**, p. 128), le développement du pied en longueur fait ultérieurement obstacle à ce rapprochement, puisqu'il tend à écarter de nouveau, de la tête, la chambre palléale (avec ses orifices anal et rénaux, et les organes respiratoires), au détriment de la sécurité de l'animal. Le rapprochement doit donc forcément se faire alors par le côté, c'est-à-dire par une torsion latérale (dans un plan à peu près perpendiculaire à celui de la première). » Il résulte évidemment de là que la rotation des organes doit se faire autour d'un axe longitudinal et non plus dorso-ventral comme le voulait la

théorie de M. Bütschli : or ceci est parfaitement d'accord avec les faits embryogéniques et aucune théorie ne respecte mieux les phénomènes de cet ordre. Aussi M. Boutan a-t-il fait sienne cette explication en l'appuyant sur toute une série d'observations embryogéniques : pour lui aussi c'est l'antagonisme de croissance du pied et de la coquille sur la face ventrale, qui force la coquille et la cavité palléale à se détourner asymétriquement (**1899**, p. 257).

C'est encore à une hypothèse toute semblable que M. Grobben a recours (entre autres **1899**) pour expliquer le phénomène qui nous occupe. Il part d'un être hypothétique patelliforme (p. 13), et met en parallèle le phénomène de la flexion ventrale avec le rapprochement de la bouche et de l'anus qui s'observe chez beaucoup d'animaux vivant dans des coquilles ou enfoncés dans le sable, tels que *Phoronis,* les Bryozoaires, les Géphyriens inermes; toutefois chez ces êtres, l'anus est dorsal dès le début. C'est l'inverse chez les Mollusques, et alors le développement du pied, s'opposant au déplacement de l'anus sur la ligne médiane, le force à dévier latéralement.

Cette explication n'a pas été sans soulever aussi des objections. Tout d'abord M. Plate (**1896**, p. 183-184) a assez malheureusement nié l'existence réelle de la torsion latérale telle que l'admettent les auteurs de cette théorie : c'est un phénomène exceptionnel, dit-il, et probablement pathologique, observé seulement chez la Fissurelle et la Patelle. Nous savons que ce processus est au contraire tout-à-fait normal et régulier. Mais d'autre part M. Gœtte (**1896**, p. 155-156) observe que la torsion latérale se produit chez la Paludine, la Nasse, le Planorbe, quand l'anus est encore bien loin du pied : dans ce cas il ne peut être question de la déviation de l'anus par cet organe. M. Thiele (**1901**, p. 10) croit aussi que la coquille ne pousse pas si « follement » (*sinnlos*) en avant qu'elle puisse comprimer le pied. Enfin si l'on observe des traces d'asymétrie avant la formation du pied et du manteau, l'antagonisme de ces deux organes devra forcément passer au second plan parmi les causes de la torsion.

j. les Organes génitaux.

Comme on le voit, il ne restait plus guère que le système génital auquel on n'ait pas fait appel pour expliquer le phénomène qui nous occupe. Grâce à M. Thiele (**1901**) cette lacune est aujourd'hui comblée. Cet auteur part encore d'un ancêtre patelliforme à deux branchies postérieures (fig. 1, p. 12). Il remarque que les Solénoconques et les Lamellibranches ont une glande génitale paire ; si elle paraît impaire chez le Chiton, c'est qu'elle est formée par la coalescence de deux moitiés symétriques. Les Rhipidoglosses au contraire n'ont qu'une seule glande qui s'ouvre au dehors par le rein primitivement gauche. C'est donc la glande gauche qui a persisté seule. Or cette glande en se développant progressivement chez les ancêtres de ces animaux, a dû faire faire voussure à la région dorsale gauche coiffée par la coquille. Donc cette coquille a eu tendance à tomber à gauche (fig. 3, p. 15 de l'auteur), repoussant à droite et en avant la cavité palléale : on revient ainsi à l'hypothèse de M. Lang et on est exposé aux mêmes objections et aussi à celles qui atteignent la théorie de M. Plate.

On remarquera que le phénomène de la torsion a été compris de deux manières différentes : pour les uns le complexe anal se déplace d'arrière en avant sur la droite autour d'un axe dorso-ventral (Bütschli, Lang, Plate, Thiele) ; pour les autres au contraire il tourne du côté droit au côté gauche autour d'un axe longitudinal perpendiculaire au précédent (Grant, Carus, Lacaze-Duthiers, Sarasin, Pelseneer, Grobben, Boutan, peut-être Spengel). L'embryogénie montre que ce sont ces derniers qui ont raison.

La plupart des auteurs récents qui ont tenté une explication de la torsion partent d'un Prærhipidoglosse hypothétique rampant. Pourtant M. Goette (**1896**) considère la forme primitive comme nageante ; en effet, dit-il, toutes les larves de Gastéropodes sont d'abord des êtres nageurs dont le pied est réduit et non conformé

pour la reptation. Cet organe est primitivement pair, d'après cet auteur : c'était à l'origine une sorte de pied de Ptéropode. L'adaptation à la vie rampante a modifié tout cela en amenant l'asymétrie, puis l'accroissement du pied et par suite l'achèvement de la torsion.

M. Boutan (**1899**, p. 253) se refuse à faire de ces types de fantaisie la base d'un mémoire réellement scientifique. Quant à moi, quoique j'admette fort bien l'utilité et la commodité de ces êtres hypothétiques comme moyen d'investigation ou de démonstration, il me semble préférable de ne s'en pas servir quand la nature elle-même nous offre dans le développement, sans que nous ayons besoin de l'inventer, une forme commune à un grand nombre de types. Or ici une pareille forme existe : c'est le Veliger et la Trochophore d'où il dérive directement.

Mais comment cette larve d'apparence tout-à-fait symétrique devient-elle tordue au point où nous la voyons arriver chez les Gastéropodes ? Pour répondre à cette question, je crois avec M. Conklin qu'il faut remonter dans le développement beaucoup plus haut qu'on ne l'a fait généralement.

C. L'Asymétrie conséquence de la segmentation.

a. Description.

M. Conklin (**1897**, p. 154-155), décrivant la formation du cinquième quartette de *Crepidula*, remarque que la cellule *5c* est dès son apparition enfoncée dans la gastrula un peu plus profondément que ses congénères, et surtout que cette même cellule est plus grosse que sa symétrique *5d* : de ces deux causes il résulte que le côté droit de la gastrula devient plus long et plus volumineux que le côté gauche (fig. 59, 60, pl. V de l'auteur). Pour le savant américain, c'est là le premier indice de l'asymétrie du Gastéropode.

J'ai retrouvé chez le Troque quelque chose d'analogue. J'ai dit que lors de la formation du cinquième quartette au stade 145, il se

produisait une inversion de sens de la division de *4C*. Considérons l'animal à ce stade par le pôle végétatif (fig. 68, pl. XVII et diagramme XXIV-2). Dans les quadrants *A* et *B*, les divisions étant légèrement dexiotropiques, presque radiales, les cellules *5a* et *5b*, nouvellement formées, s'intercalent entre les parties visibles extérieurement des membres voisins du quatrième quartette : *5a* entre *4a* et *4b*, *5b* entre *4b* et *4c*. Les rapports de ces derniers éléments entre eux ne sont donc pas changés ; tout au plus la distance qui les sépare est-elle un peu réduite par suite de la multiplication des ectomères qui tend à rapprocher ces cellules, et du processus d'invagination qui fait converger tous ces éléments vers le centre de la gastrula. L'enfoncement du macromère *4D*, qui ne s'est pas divisé, réduit sensiblement l'intervalle compris entre *4a* et la dernière pointe visible de $4d^{222}$. Au contraire, la division de *4C* étant læotropique, la formation de la cellule *5c* tend à écarter *4c* de $4d^{222}$. Dans le quadrilatère que forme à ce moment le blastopore, les deux côtés antérieurs diminuent peu et d'une quantité

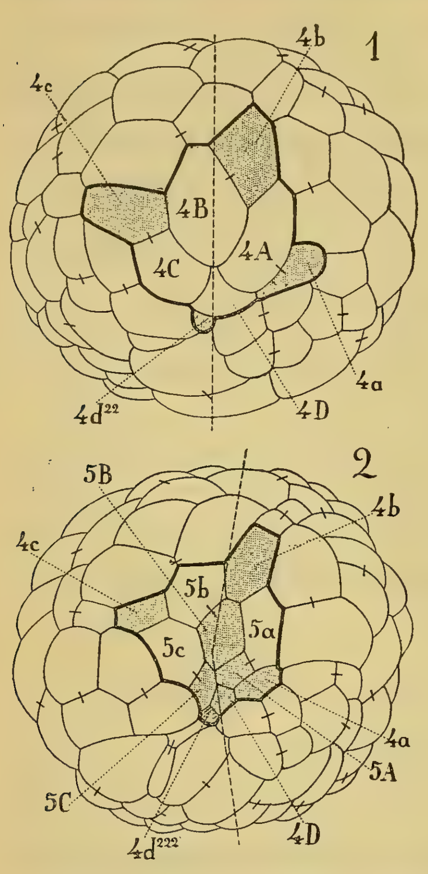


Fig. XXIV. — Début de l'asymétrie chez le Troque. — 1. Stade 118 et — 2. Stade 145, vus par le pôle végétatif. Le quatrième quartette est ombré ainsi que les macromères après la formation du cinquième quartette. — On remarquera l'asymétrie croissante du blastopore et la prédominance du côté droit de l'animal sur son côté gauche dans la fig. 2.

égale, le côté postérieur gauche (par rapport à l'animal) décroît sensiblement, tandis que le postérieur droit a plutôt tendance à s'accroître : c'est un commencement d'asymétrie (comparez mes figures XXIV-1 et 2). De plus nous savons que *4a* était depuis longtemps plus petite que les autres cellules du quatrième quartette ; double raison pour que le côté gauche de l'embryon reste plus petit que le droit, et par suite pour que le côté droit tende à s'incurver vers la gauche. Cette prédominance de l'un des côtés du corps paraît se traduire, dans l'embryon de ce stade que j'ai reconstruit, par la forme renflée de la région postérieure droite. L'asymétrie caractéristique des Gastéropodes semble donc se préciser nettement chez le Troque au même stade que chez *Crepidula* et par suite de la formation du même quartette ; si le procédé est légèrement différent, cela peut tenir à la taille très différente de ces éléments chez ces deux animaux : on se rappelle que chez le Troque les macromères sont très petits, le cinquième quartette sensiblement plus volumineux, le quatrième énorme ; c'est précisément l'inverse pour *Crepidula* : les macromères sont énormes, le cinquième quartette de taille moyenne, le quatrième plus petit.

Il est très regrettable qu'on ne connaisse avec certitude rien d'analogue à ces phénomènes chez les autres Gastéropodes. J'aurai à parler plus loin du Planorbe. Chez l'Ombrelle, seul Gastéropode où le cinquième quartette ait été entièrement étudié en dehors des animaux précédents, la formation de ce quartette semble être radiale ou bilatérale, sans asymétrie visible ; chez *Tethys*, les deux cellules postérieures, seules connues, naissent régulièrement par division dexiotropique. Parmi les animaux symétriques à l'état adulte il n'y a pas d'irrégularité : chez *Ischnochiton* la formation du cinquième quartette est tout entière radiale, chez les Annélides elle est régulièrement dexiotropique ou parfois radiale et, par suite, soit que les éléments de ce cinquième quartette alternent avec ceux du quatrième comme chez *Clymenella* par exemple (Mead, **1897**, fig. 85 et 87, pl. XVI), soit qu'ils se superposent à eux comme cela se produit chez *Amphi-*

trite (Mead, **1897**, fig. 52, pl. XIII), ils écartent également ces derniers éléments les uns des autres et ne peuvent introduire aucune asymétrie.

b. Théorie de M. Guiart.

Notons avant d'aller plus loin une intéressante tentative de conciliation entre la théorie de M. Plate et celle de M. Conklin, proposée par M. Guiart en **1901** (p. 183, 185-186). Chez la Philine, les quatre macromères sont, dès le début, très inégaux : le gauche *A* est bien plus volumineux que le droit *C*. Or, avant la formation de la gastrula, dit l'auteur (p. 185), « les macromères latéraux vont cesser de se diviser et ils constitueront les sacs nutritifs qui vont subsister intacts jusqu'à la fin de la période larvaire, époque à laquelle ils vont se transformer pour donner naissance au foie. » Ainsi l'asymétrie du foie est la cause de celle de l'adulte, et l'asymétrie du foie est due à celle des macromères.

Cette théorie très ingénieuse est passible naturellement des mêmes objections que celle de M. Plate. De plus, le développement du foie aux dépens des deux seuls macromères latéraux n'est malheureusement pas décrit en détail, et la chose serait fort intéressante, car je ne connais pas d'observations analogues dans le groupe des Gastéropodes. Il est assez bizarre également que M. Guiart trouve l'origine de l'asymétrie dans la prédominance du côté gauche, tandis que M. Conklin et moi la trouvons au contraire dans un développement plus grand du côté droit. Il semble que la première conception, si elle correspond à un allongement plus considérable du côté gauche, soit d'accord avec l'hypothèse de M. Bütschli, tandis que l'autre lui est absolument opposée; nous savons que le mouvement de M. Bütschli ne correspond pas à la réalité. Chez *Cavolinia* et *Cymbulia* d'après Fol (**1875**, fig. 7 à 11, pl. I et fig. 13, pl. IX) on retrouve la même asymétrie des macromères ; mais on ignore le détail de la segmentation de tous ces animaux, de sorte qu'il est impossible de savoir comment ces observations contradictoires peuvent se concilier avec l'existence d'une asymétrie semblable de l'adulte.

Quoi qu'il en soit, pour M. Conklin et pour moi, l'asymétrie des Gastéropodes résulte d'une asymétrie dans la segmentation. Si l'on se rappelle que l'embryon cesse toujours d'être symétrique par rapport à un plan dès le stade 8, et quelquefois même auparavant, on sera moins surpris de cette asymétrie finale : elle n'est que la persistance de la première. Il faut admettre au contraire que les autres Mollusques et les Annélides, tous asymétriques au début, se régularisent peu à peu au cours de la segmentation, notamment par l'apparition de clivages bilatéraux qui superposent progressivement, à la disposition primitive presque radiaire, une symétrie nouvelle purement bilatérale. Une pareille régularisation ne fait que s'indiquer, chez les Gastéropodes, par quelques inversions dans les clivages, peut-être destinées à produire l'apparence symétrique extérieure ; mais jamais la régularisation n'est complète, et à aucun moment du développement l'asymétrie des figures de la segmentation ne disparaît complètement.

c. *Formes sénestres.*

S'il en est ainsi on doit s'attendre à trouver une différence entre la segmentation des animaux dextres et celle des animaux sénestres ; je parle bien entendu des êtres dont tout l'organisme est inversé et non pas seulement la coquille, car MM. Simroth (**1889**) et v. Jhering (**1891**) ont très heureusement expliqué qu'un animal organiquement dextre pouvait avoir une coquille d'apparence sénestre, mais en réalité ultra-dextre, parce que son ombilic est devenu convexe.

Or en **1894**, M. Crampton a fait la découverte capitale qu'un Pulmoné sénestre, *Physa heterostropha* Say, avait un clivage exactement inverse de celui de la Limnée, animal dextre. Le tableau de la segmentation de la Physe (voy. ma pl. XXVI) est tout entier inversé par rapport à celui du Troque, par exemple. « Le premier indice de différence chez la Physe [dit l'auteur (p. 168)], apparaît au stade à deux cellules avancé. Ici les fuseaux pour le prochain clivage, au lieu d'être inclinés de gauche en bas à droite en haut, si on les regarde

de côté, comme ils le sont chez *Limnæa,* sont inclinés de droite en bas à gauche en haut. C'est là une inversion totale (*total reversion*) qui lorsque le stade 4 est achevé (fig. 2) amène le renversement des sillons polaires. » C'est-à-dire, dans notre nomenclature, que la deuxième division de l'œuf, produisant le stade 4, est dexiotropique, et non læotropique comme elle l'est dans les formes dextres. Cette inversion se traduit nettement par le renversement des sillons polaires du stade 4. Chez la Physe ils sont croisés; considérons l'inférieur : si nous regardons par le premier plan de division en mettant le pôle animal en haut, nous verrons le sillon polaire inférieur obliquer vers la gauche dans la forme sénestre, au lieu de dévier vers la droite comme dans les animaux dextres. Et les différences continuent : le premier quartette est formé læotropiquement, sa première division est dexiotropique; le deuxième quartette est produit par division dexiotropique, le troisième læotropiquement; tout ceci est exactement l'inverse de ce qui se passe chez le Troque et les autres formes normales. Et il est bien certain, quoique M. Crampton ne dise pas positivement l'avoir vu, que le quatrième quartette doit se former ensuite par division dexiotropique, toujours à l'inverse des formes dextres. Le fait a du reste été vérifié par M. Wierzejski (**1897**, p. 389) chez une autre espèce, *Physa fontinalis* L. dont la segmentation est aussi tout entière inversée.

Frappé de cette anomalie, M. Crampton se demandait déjà (p. 169) s'il n'existait pas une relation entre la disposition sénestre de l'adulte et ce mode de clivage renversé. Jugeant d'après quelques figures de M. Rabl (**1879**), il pensait que les Planorbes étudiés par cet auteur (*Planorbis marginatus* Drap. et *P. carinatus* Müll.) autres animaux sénestres, devaient avoir aussi une segmentation inverse. En effet, la figure 7, planche XXXII de M. Rabl montre clairement le passage du stade 2 au stade 4 par division dexiotropique, et les figures 9 et 10-*A* de la même planche font assister à la formation læotropique du premier quartette. Rien n'indique avec certitude le sens de production du second quartette, mais le troisième naît très vraisemblablement par

voie læotropique, à en juger par la figure 12-*B*, où le voisinage des noyaux des cellules J_1 et E_{13}, M et E_{16}, etc., semble bien indiquer que ces cellules viennent de se séparer l'une de l'autre. C'est d'après les figures de M. Rabl qu'a été établi le tableau de ma planche XXVIII.

Du reste l'inversion totale de la segmentation du Planorbe ne peut plus faire de doute depuis le beau travail de M. Holmes (**1900**) sur *Planorbis trivolvis* Say. En comparant le tableau de la division de cet animal, tel que je l'ai dressé (pl. XXIX) d'après le texte du travail en question, au tableau de la segmentation du Troque (pl. XIX), on verra qu'ils sont exactement inverses l'un de l'autre, au moins jusqu'au stade 49 environ, et la comparaison est plus frappante encore avec *Crepidula* par exemple (pl. XXIV) parce que la principale inversion qui viole la règle d'alternance, celle de la division de $1a^{12}$-$1c^{12}$, qui détermine la différenciation nette de la croix, se retrouve chez ces deux types, mais en sens inverse. Le clivage des cellules $2a^{21}$-$2d^{21}$, qui est inversé chez le Troque et peut-être chez *Crepidula*, est normal chez le Planorbe, mais la division suivante de $2a^{211}$, $2c^{211}$ et $2d^{211}$ y est contraire à la loi d'alternance (voy. ma pl. XXIX), comme si l'inversion était en retard d'une division. Ainsi l'inversion de la segmentation du Planorbe est à peu près complète et l'embryon de cet animal devient presque le symétrique, l'image dans un miroir, de celui de *Crepidula*. Les deux êtres étant inverses l'un de l'autre à l'état adulte, il semble bien indiqué de croire à un lien entre ces deux faits : renversement de l'embryon et renversement de l'adulte.

M. Holmes (p. 443) exprime pourtant des doutes ; pour lui, dans certains cas, la destinée d'une cellule peut être fonction de sa position. Il donne pour exemple les trochoblastes. Admettant que les antérieurs $1a^2$ et $1b^2$ prennent seuls part à la formation de la prototroque chez *Crepidula*, les deux autres allant dans la vésicule céphalique, il pense qu'il y a différence avec le Planorbe en ce que chez celui-ci, les trochoblastes fonctionnels comme tels sont $1b^2$ et $1c^2$, les deux autres passant dans la vésicule céphalique. Ainsi,

d'après lui, $1a^2$ donnerait chez *Crepidula* une partie du voile, tandis que chez le Planorbe cette même cellule produirait une partie de la vésicule céphalique, et réciproquement $1c^2$ passerait dans le voile du Planorbe et dans la vésicule céphalique de *Crepidula.*

La différence en elle-même ne serait peut-être pas capitale, puisque nous avons vu le voile tirer son origine d'éléments assez variés, mais il est facile de s'apercevoir qu'il y a ici une simple question de nomenclature. Comment se fait-il que dans la figure 8, planche XVII de M, Holmes, par exemple[1], les trochoblastes antérieurs soient $1b^2$ et $1c^2$, tandis que, chez le Troque ou *Crepidula,* ce sont $1a^2$ et $1b^2$? Cela tient tout simplement à ce que, malgré l'inversion de toutes les divisions, M. Holmes a établi sa nomenclature des cellules du stade 4 dans le même sens que pour les animaux dextres: pour lui la cellule *A* est toujours à gauche et *C* toujours à droite. Il me semble que cette nomenclature n'est pas rationnelle, car elle suppose que les deux blastomères formés par la première division de l'œuf ne sont pas, comme partout ailleurs, les cellules *AB* et *CD,* mais bien *BC* et *AD,* et il n'y a aucune espèce de raison pour admettre cette différence. Toute la segmentation étant renversée, il semble au contraire plus logique de renverser aussi la nomenclature et de placer *A* à droite et *C* à gauche; de la sorte les cellules du stade 2 deviennent comparables, et tous les premiers stades du Planorbe deviennent symétriques de ceux des formes dextres. Il suffit pour s'en apercevoir d'intervertir les désignations *A* et *C* dans tout le travail de M. Holmes; on voit alors que les deux trochoblastes antérieurs, par exemple, deviennent $1a^2$ et et $1b^2$ comme chez les animaux dextres.

M. Wierzejski (**1897**) semble avoir commis la même erreur de notation, car d'après lui le mésoderme secondaire naîtrait, chez la Physe, du troisième quartette dans les quadrants *B* et *C,* ce qui ne serait pas symétrique si sa nomenclature était renversée. Pour rendre comparable aux autres animaux la segmentation de ces deux types,

[1] La région postérieure est indiquée à peu près sur cette figure par la cellule $2d^1$; les figures de M. Holmes sont orientées d'une façon quelconque.

Planorbe et Physe, j'ai partout, dans mon texte et mes tableaux (pl. XXVII et XXIX), interverti les notations *A* et *C* de MM. Wierzejski et Holmes, en indiquant entre parenthèses la dénomination adoptée par eux.

M. Crampton a très bien compris la nécessité de renverser la nomenclature des formes sénestres : dans ses figures 1 et 2, planche V, qui représentent le stade 4 de la Limnée et de la Physe, les macromères sont numérotés en sens inverse chez ces deux animaux. M. Meisenheimer (**1901**) a adopté cette même inversion pour *Dreissensia,* où les deux premières divisions sont si curieusement renversées, l'alternance normale ne s'établissant que lors de la division du stade 4. Au contraire M. Kofoid (**1895**, p. 53), dans son interprétation de la figure 8-B, planche XXXII, de M. Rabl (**1879**), commet la même faute que M. Holmes en numérotant les macromères du Planorbe dans le même sens que ceux des animaux dextres; de plus, croyant imiter la figure 5, planche XIII, de M, Wilson (**1892**) chez *Nereis,* il appelle *A* et *C* les deux cellules qui se touchent aux sillons polaires. Cela l'amène à conclure que chez le Planorbe le mésoderme doit naître du quadrant *C.* Il ne fait pas attention qu'il a fait coïncider ainsi seulement les sillons polaires supérieurs de ces deux animaux, et non les inférieurs, seuls importants : ces sillons sont en effet parallèles chez les Planorbes de M. Rabl et croisés chez *Nereis.* Il faut absolument appeler *D* le quadrant qui renferme la cellule *M* de M. Rabl, et d'où naît le mésoderme ; EJ_2 devient alors *B*, EJ_3, *A* et EJ_1, *C* (tableau, pl, XXVIII).

Voilà cinq espèces sénestres dont la segmentation est renversée : *Physa heterostropha, Physa fontinalis, Planorbis marginatus, Planorbis carinatus, Planorbis trivolvis.* On en connaît avec certitude une sixième, *Ancylus rivularis* Say, brièvement étudiée par M. Holmes (**1899**). Le clivage donnant naissance au deuxième quartette, notamment, y est nettement dexiotropique (fig. 1 et 2, p. 873), ce qui est inverse des formes dextres.

Au contraire, pas un des Gastéropodes dextres étudiés jusqu'à ce jour

n'a une pareille segmentation renversée. Il semble donc très rationnel jusqu'à présent de rattacher l'asymétrie dextre ou sénestre de ces Mollusques adultes au rythme de leur segmentation et de penser que cette asymétrie est prédéterminée dans l'otongénèse dès la deuxième division de l'œuf, sinon dès l'œuf lui-même.

Il faut avouer cependant que cette conception rencontre quelques difficultés. Tout d'abord il est bien certain qu'on n'aura le droit d'affirmer positivement qu'il y a un lien entre l'asymétrie de l'adulte et la segmentation, que lorsqu'on aura suivi pas à pas la segmentation jusqu'à assister à la production de cette asymétrie, aussi bien dans le cas des formes dextres que dans le cas des formes sénestres ; or cela n'a été fait jusqu'ici que chez deux animaux dextres, *Crepidula* et *Trochus*, et encore seulement jusqu'à un stade où l'asymétrie est bien peu marquée. Parmi les animaux sénestres, quoique M. HOLMES paraisse avoir suivi les clivages successifs jusqu'au moment où il y a environ cent cinquante cellules dans l'embryon, il n'a pas vu apparaître d'asymétrie caractérisée. Et pourtant la formation du cinquième quartette du Planorbe, je l'ai déjà dit à propos du stade 145, paraît ressembler beaucoup à celle du Troque, bien entendu en sens inverse. Mais ce quartette est si petit chez cet animal qu'il semble ne faire qu'écarter presque uniformément l'ensemble du quatrième quartette du pôle végétatif, et ne pas jouer pour la production de l'asymétrie le rôle important qu'il a chez le Troque et chez *Crepidula*. L'asymétrie du Planorbe n'est indiquée pendant la segmentation que par l'incurvation des bras de la croix, qui est læotropique chez cet animal, tandis qu'elle est plutôt dexiotropique chez *Crepidula* par exemple. Il est possible aussi, comme le suggère M. HOLMES (**1899**, p. 875), que la déviation de l'adulte soit la conséquence d'une déviation générale de tout l'embryon, dont cette torsion de la croix serait la trace, plutôt que de la division inversée d'une cellule quelconque de l'organisme ; et rien n'empêche que l'asymétrie finale de l'animal, surtout si elle dépend d'un renversement de l'organisme tout entier, commence à se manifester nettement dans des parties différentes de l'embryon

chez diverses formes. On sait du reste combien est peu marquée la torsion des Pulmonés et de la plupart des Opisthobranches : c'est à ce point que M. Boutan (**1899**) a pu ne pas croire à son existence réelle chez ces groupes. Aussi n'est-il pas surprenant que sa première constatation soit encore plus difficile chez eux que chez les Prosobranches.

Un autre ordre de difficultés tient à l'existence d'exceptions tout au moins apparentes. C'est ainsi que les belles recherches de Fol (**1876**) nous offrent un cas embarrassant parmi les Hétéropodes. Fol décrit la division de l'œuf de ces animaux en deux, puis en quatre, et dit ensuite (p. 114) : « Chacune de ces quatre sphèrules se divise en deux cellules dont l'une, plus petite et presque dépourvue de protolécithe, vient se placer au-dessous de l'autre en obliquant de droite à gauche (pl. I, fig. 1, 1, 2, 3. 4) ». Or Fol oriente ses embryons le pôle végétatif en haut, et rapporte le sens des divisions à un observateur placé dans l'axe de l'œuf ; il s'agit donc d'une division dexiotropique, et en effet, la figure 1, planche I, qui représente la formation du premier quartette chez *Firoloïdes Desmaresti*, montre bien ce sens de division. Cet animal est donc dextre. Fol continue (p. 115) : « Les grosses sphèrules de troisième génération [nos *1A-1D*] se divisent ensuite à nouveau, produisant quatre cellules de cinquième génération (pl. IV, fig. 4, I', II', III', IV',) qui viennent s'interposer, en obliquant de gauche à droite, entre elles et celles de quatrième génération. Elles ramènent de la sorte chacune des cellules de la quatrième génération au-dessous de la grosse sphérule qui lui a donné naissance. » Il résulte de là que les cellules *I'-IV'* (nos *2a-2d*) naissent læotropiquement, à l'inverse du premier quartette. Cela s'appliquerait très bien à la figure 2, planche I, représentant le stade 16 de *Firoloïdes* : on y voit, d'après la notation y indiquée, que le deuxième quartette est formé læotropiquement et que le premier s'est divisé dans le même sens ; *Firoloïdes* est donc bien un animal dextre : voyez mon tableau planche XXV. Seulement ce n'est pas à cette figure que Fol renvoie pour illustrer sa description ; c'est à la figure 4, planche IV, où est représenté

le stade 12 de *Pterotrachœa coronata*. Or, à en croire les notations qui figurent sur ce dessin, il s'agirait d'une forme sénestre : la formation du second quartette *I'-IV'* y paraît dexiotropique ; et l'inversion semble continuer : au stade 16 (fig. 6, pl. IV) la division du premier quartette en *1-4* et *1'-4'* paraît s'être faite dexiotropiquement et plus tard (fig. 9, pl. IV), la division des cellules apicales en *1-4* et *1''-4''* (nos $1a^{11}$-$1d^{11}$ et $1a^{12}$-$1d^{12}$) semble bien nettement læotropique, tandis que celle des trochoblastes *1'-4'* serait plutôt radiale. Tout cela conviendrait bien à une forme sénestre ; il en est encore de même, au moins dans les quadrants *B* et *C* (= *II* et *IV*), de la formation du quatrième quartette, qui serait dexiotropique d'après la figure 10, planche IV ; voyez mon tableau planche XXV. Mais rien n'indique le sens des autres divisions et aucune indication du texte ne permet de juger sur quoi Fol s'est appuyé pour interpréter ainsi ces clivages et établir ses notations.

Pterotrachœa est-elle réellement sénestre ? je n'ai rien trouvé qui permette de le conclure avec certitude. Pourtant Gegenbaur (**1855**, p. 161) dit que l'organe sensoriel cilié, qui est à gauche chez *Firoloïdes* (forme certainement dextre), est à droite chez *Pterotrachœa* (fig. 7 i, pl, VII de l'auteur). C'est la seule indication que j'aie trouvée sur cette question. Il y aurait lieu à de nouvelles recherches à ce sujet.

Il semble bien qu'il faille faire des réserves très expresses pour une autre exception, remarquée déjà par M. Kofoid (**1894**, p. 191 et **1895**, p. 69). Il s'agit d'une figure de M. Haddon (**1882**, fig, 6, pl. XXXI), qui paraît représenter la formation par division læotropique du premier quartette de *Janthina fragilis*. Rien n'autorise à penser que cet animal soit sénestre. Tout au moins, l'espèce étudiée par M. Bouvier (**1887**, p. 239-243) est incontestablement dextre. Faut-il croire que M. Haddon, dont le texte ne donne aucun détail sur ce stade isolé, s'est trompé dans ses observations ? ou bien est-il tombé sur une forme sénestre par anomalie, comme on peut en rencontrer chez tous les Gastéropodes ? c'est ce que je ne puis décider.

Voici encore une petite difficulté du même genre : MM. Fischer et

Bouvier (**1892**, p. 193-194) considèrent le Ptéropode thécosome *Cavolinia* comme sénestre. Or *Cavolinia*, d'après la description de Fol (**1875**. p, 115-117) a une segmentation incontestablement normale ou dextre. Sa figure 8, planche I, montre la formation dexiotropique du premier quartette ; le deuxième se produit læotropiquement (p. 116) et ramène le premier au-dessus des macromères ; la division du premier quartette pour donner les trochoblastes $1a^2$-$1d^2$ (=*1'-4'*) est nettement læotropique (fig. 10, pl. I) ; la première division du deuxième quartette est dexiotropique (fig. 11, I' I'', II' II'', etc.); tout est régulier. Voilà donc un animal sénestre qui aurait une segmentation dextre.

Mais il faut remarquer que MM. Fischer et Bouvier s'appuient pour déclarer *Cavolinia* sénestre sur la figure 11, planche IV de M. Pelseneer (**1887**). Or M. Pelseneer lui-même (Ibid., p. 119-120) fait remarquer l'identité de la disposition du système nerveux des Gymnosomes et des Thécosomes. Il y a seulement, chez ces derniers, fusion en une seule masse des ganglions de la commissure viscérale ; mais l'asymétrie des nerfs persiste, dit l'auteur, et elle est identique dans les deux groupes. Or pour les Gymnosomes il n'y a pas de doute que l'asymétrie ne soit dextre. De plus, il résulte d'autres recherches de M. Pelseneer que les *Cavoliniidés* dérivent des *Limacinidés* par détorsion (**1888**, p. 30-34, fig. 6 *A* et *B*, pl. III), mais ne subissent pas une véritable torsion sénestre. Le même auteur a dit formellement plus tard (**1893**, p. 134, note 3) que les Thécosomes ne sont pas sénestres. Alors il n'est pas surprenant que leur segmentation soit dextre.

Telles sont les seules exceptions que j'ai pu découvrir. Comme on le voit, le cas de *Pterotrachœa* et de *Janthina* restent peut-être douteux, mais on peut dire qu'il n'y a pas jusqu'ici d'exemple bien caractérisé d'animal dextre ayant une segmentation inversée, ni d'animal sénestre ayant un clivage normal. Jusqu'à preuve du contraire, je crois donc que l'on peut admettre que le sens de l'asymétrie des Gastéropodes est prédéterminé dans l'œuf, qu'il se manifeste dès les

premiers stades de la segmentation, et que cette asymétrie même a sa source dans la segmentation.

7°. *Fin du développement.*

J'ai peu de chose à ajouter sur la suite du développement de mes animaux, car je n'en ai suivi que les grandes lignes.

Voici notre larve devenue complètement asymétrique intérieurement ; à l'extérieur cependant la symétrie paraît entièrement restituée et le changement d'orientation de la coquille est le seul indice du phénomène capital qui vient de se produire. Nous avons vu que celle-ci avait commencé par s'enrouler vers le dos, suivant une courbure exogastrique, contrairement à ce qu'avaient admis MM. Bütschli (**1887**, p. 219), Lang (**1891**, p. 13-16), Fischer et Bouvier. (**1892**, p. 185-186), d'après lesquels l'enroulement aurait été immédiatement endogastrique et ne se serait produit que pendant ou après la torsion, et contrairement aussi à M. Plate (**1896**, p. 186) pour qui l'enroulement endogastrique aurait commencé même avant la torsion du corps. Ce fait vient au contraire à l'appui de l'opinion de MM. Grobben (**1899**, p. 4, 12), Pelseneer (**1893**, p. 128), et Thiele (**1901**, p. 11).

Elle est encore symétrique par rapport à un plan, comme elle l'a été dès le début, malgré qu'elle dût être enroulée en hélice dès son origine dans les conceptions de MM. Grobben (**1899**, p. 13), Plate (**1896**, p. 186), et Thiele (**1901**, p. 15).

J'ai déjà dit un mot de l'apparition des tentacules céphaliques dans la partie antérieure du champ du voile, tout contre l'anneau cilié. Ils sont d'abord dirigés en avant et compriment la prototroque ; un peu plus tard seulement ils se redressent légèrement.

Vers le sixième jour ils commencent à prendre un aspect fort singulier : des papilles saillantes, en forme de massue, y apparaissent une à une, énormes par rapport à la taille du tentacule, donnant à l'ensemble l'apparence d'une sorte de bois de cerf. Une touffe de cils raides, immobiles, se voit à l'extrémité de chacune d'elles (fig. 83-84,

pl. XVIII). Le nombre de ces papilles croît peu à peu, à mesure que le tentacule s'allonge, mais leur dimension demeure à peu près la même. D'abord assez espacées, elles deviennent ensuite plus serrées les unes contre les autres et constituent chez l'adulte une sorte de velours qui revêt toute la surface des rhinophores.

Les yeux se montrent vers la soixantième heure comme deux taches pigmentaires situées au côté externe des tentacules. Ils prennent ensuite la forme d'une cupule, à l'intérieur de laquelle est secrété le cristallin : on sait que la cupule ne se ferme jamais complètement chez cet animal. Au bout d'un mois environ on voit les yeux devenir pédonculés.

Aussitôt après la torsion, le pied commence à s'allonger et il ne tarde pas à prendre sa forme caractéristique. Sa face plantaire est pourvue de cils vibratiles actifs qui aident puissamment à la progression lorsque le petit être commence à se servir de son pied pour ramper. Un peu plus de trente-six heures après la ponte, le pied devient capable de se plier en deux en couteau de poche, la pointe postérieure se rabattant ventralement contre la partie antérieure. En même temps l'animal peut se rétracter dans sa coquille dont l'opercule ferme assez imparfaitement l'entrée.

Sur les côtés du pied se montrent, peu après, les trois paires de tentacules épipodiaux. Ils apparaissent un à un, d'avant en arrière et se développent exactement comme les tentacules céphaliques ; c'est-à-dire que ce sont d'abord des tubercules mousses qui ensuite s'allongent et se garnissent de ces papilles spéciales portant des cils raides et immobiles (fig. 83-84, pl. XVIII, *t.*). Derrière et un peu au-dessous de chacun d'eux se forme, en même temps que le tentacule correspondant, un tubercule arrondi, puis en forme de massue portant des cils fins, généralement immobiles, mais qui de temps en temps font quelques mouvements peu étendus (fig, 83-84, pl. XVIII, *o. s.*). Ces tubercules sont d'abord aussi gros et presque aussi saillants que les tentacules eux-mêmes, mais ceux-ci s'accroissent bien plus vite en longueur. Chacun des trois tentacules épipodiaux de chaque côté

du corps est ainsi accompagné d'un organe en massue. Un organe semblable se forme de chaque côté en avant de la série des tentacules, dans la région où apparaît plus tard la partie lamelleuse de l'épipodium (fig. 84, pl. XVIII). Ce sont évidemment les organes sensoriels qui ont été décrits en ces points. Enfin un organe identique se montre au-dessous et immédiatement en arrière du tentacule oculaire droit. D'abord beaucoup plus allongé que ce pédoncule dont il a environ deux fois la longueur (fig. 84, pl. XVIII), il est ensuite dépassé par celui-ci qui subit un allongement considérable. Le tentacule entraîne enfin le petit organe à sa surface, et au bout de cinq mois j'ai vu chez *Trochus magus* la fusion entre ces deux parties

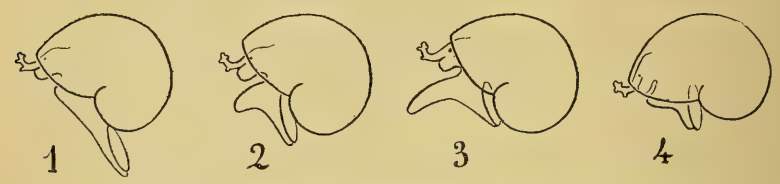


Fig. XXV — Mouvements de progression d'un jeune *Trochus striatus.*

se produire. C'est le petit tubercule annexé au pédoncule oculaire droit qui vient de se former ainsi : d'après ce mode de développement et son identité avec celui des organes sensoriels épipodiaux, je crois pouvoir affirmer que c'est un organe sensoriel. Ce petit appendice a été vu et figuré par M. Boutan (**1885**, p. 104-105 et fig. 1 et 6, pl. XLIII) chez la Fissurelle, mais il n'en a donné ni description ni interprétation.

L'éclosion se fait chez *Trochus striatus* vers le moment où commencent à se former les tentacules épipodiaux et habituellement alors que la première paire est seule apparue. L'animal reste pendant assez longtemps dans la masse glaireuse qui a aggloméré la ponte. Il présente alors un mode de progression bien singulier que le croquis ci-joint (fig. XXV) aidera à comprendre. L'animal allonge d'abord assez rapidement son pied en arrière aussi loin que possible, ce qui le pousse un peu en avant (n° 1). Puis il le rétracte

lentement, mais, sans doute pour ne pas être entraîné en arrière par ce mouvement inverse du premier, il projette la partie antérieure de son pied obliquement en avant et en bas, comme cherchant à s'accrocher dans la masse glaireuse environnante et à s'y frayer un chemin (n° 2, 3). Quand le pied est fort allongé en avant, l'animal se contracte brusquement et rentre presque entièrement dans sa coquille (n° 4). Il va de soi que ce mode de locomotion, qui persiste du reste assez peu de temps, est fort imparfait. Le petit être paraît se débattre avec peine dans une substance visqueuse sans parvenir à progresser beaucoup, malgré l'aide que lui donnent les cils de son pied. *Trochus conuloïdes,* qui sort de sa coque à un stade de développement à peine plus avancé, ne m'a pas montré de mouvements semblables.

La cavité palléale s'approfondit régulièrement. A aucun moment, il n'existe de fente palléale, ce qui, joint à ce que cette fente ne se montre pas dès le début du développement de la Fissurelle et de l'Haliotide, rend peu probable que ce soit une formation primitive, comme le croient MM. Pelseneer (**1891**, p. 290), Lang (**1898**, p. 61 et 166) et Thiele (**1901**, p. 10).

La branchie n'apparait nettement qu'au bout d'un temps assez long. Chez les jeunes *Trochus magus* âgés d'un mois, je l'ai vue se constituer par trois ou quatre replis très simples du plafond de la cavité palléale. Ce n'est qu'au bout de quatre mois environ que sa pointe se montre nettement saillante sur son support libre dans la cavité palléale.

Je n'ai pu déterminer exactement le moment où se montrent les ornements de la coquille adulte ; ce doit être environ une quinzaine de jours après la ponte. Ces ornements apparaissent brusquement, tous sur la même strie d'accroissement, tout comme chez la Fissurelle (Boutan, **1885**, p. 98 et fig. 1, pl, XLII), mais il va sans dire qu'ils sont tout d'abord peu accentués. Néanmoins dès l'instant où ils apparaissent, l'aspect de la coquille change très nettement : elle devient presque opaque et d'apparence beaucoup plus compacte et plus solide

que la coquille larvaire. En même temps, et tout à coup semble-t-il, elle cesse d'être symétrique par rapport à un plan et se contourne nettement en hélice, suivant la courbe caractéristique de l'adulte. Comme on le voit, l'enroulement asymétrique ne se montre chez le Troque que d'une manière très tardive, ce qui rend difficile de croire que cette asymétrie soit la suite directe du mouvement de torsion général de l'animal, comme le voudraient MM. Lang (**1892**, p. 13-16), Plate (**1896**, p. 186), Thiele (**1901**, p. 15). Je croirais plus volontiers à l'exactitude de la théorie de MM. Fischer et Bouvier (**1892**, p. 186), très heureusement complétée par M. Boutan (**1899**, p. 329-330), d'après laquelle l'enroulement asymétrique a pour origine l'inclinaison de la coquille vers la droite, ou sa chute sur le côté droit du pied. L'apparition de l'asymétrie se fait en effet au moment où l'animal commence à ramper, et ses premiers mouvements de reptation sont bien maladroits. Sa coquille, qu'il agite en tous sens, paraît le gêner quelque peu ; il semblerait presque qu'il a peine à lui trouver une bonne position d'équilibre. C'est peut-être à ce moment qu'il finit par trouver la meilleure, à droite du pied, et que ce déplacement détermine le développement asymétrique du manteau par traction inégale, et par suite l'enroulement asymétrique du sac viscéral. Je n'ai malheureusement pu observer ces petits êtres que trop imparfaitement pour tirer des conclusions certaines de ces observations incomplètes.

RÉSUMÉ ET CONCLUSION

Résumé

Le Troque est le premier Diotocarde dont on connaisse avec détails la segmentation et la formation de la larve.

Parmi les espèces que j'ai étudiées, celles appartenant au groupe *Zizyphinus* ou *Calliostoma* (*Tr. granulatus, Tr. conuloïdes, Tr. striatus, Tr, exasperatus*) produisent des pontes agglomérées, tandis que le groupe *Gibbula* (*Tr, magus, Tr. obliquatus, Tr. cine-*

varius) et très probablement aussi le groupe *Trochocochlea* (*Tr. crassus, Tr. turbinatus*) pondent des œufs isolés. La glaire entourant les œufs est produite par un renflement glandulaire placé sur le canal excréteur du rein droit, et dont l'usage exact était inconnu. Les œufs traversent le canal de ce rein, qui ne communique pas avec son congénère.

Les développements anormaux sont nombreux et sont dus, le plus souvent, à un retard du cloisonnement, produisant des cellules plurinucléées, dans lesquelles les noyaux se multiplient par voie d'amitose et surtout de mitose multipolaire.

J'ai suivi la segmentation normale jusqu'à 145 cellules; l'origine de quatre ou cinq éléments, tout au plus, est douteuse.

Les phénomènes observés présentent les plus grands rapports avec ceux qui ont déjà été vus chez d'autres Mollusques et chez les Annélides.

La disposition des cellules lors des premiers stades de la segmentation (stades 4, 8, 12. 16) est imposée par les actions capillaires, ainsi que l'ont prouvé les expériences faites au moyen de bulles de savon. La capillarité n'exclut pas, comme on l'a cru, la superposition directe des quartettes de cellules, mais elle exige la présence des sillons polaires. Les facteurs internes interviennent dès ces stades pour déterminer le sens des divisions cellulaires, la dimension relative des éléments, le type auquel appartient la segmentation, ortho-radial ou spiral. Il semble que le rôle de la capillarité s'atténue par la suite et qu'elle n'intervienne plus que dans des dispositions de détail.

Comme chez tous les Mollusques et Annélides exactement étudiés, il se sépare des macromères trois quartettes successifs de cellules ectodermiques. On retrouve chez le Troque des éléments homologues de la croix des autres Mollusques.

Une invagination apicale, se produit régulièrement et normalement, et correspond à l'organe apical des autres Mollusques et des Annélides. C'est un organe transitoire et rudimentaire.

Le voile est une région ciliée située aux confins du premier et

du deuxième quartette et empruntant des éléments à ces deux groupes de cellules. Il est composé chez le Troque de vingt-cinq cellules, dont vingt-deux ont identiquement la même origine et la même disposition que celles de *Amphitrite* ; les trois autres sont des dérivés des cellules correspondantes de la même Annélide. Chez ces deux animaux, les éléments du voile se disposent d'abord sur deux rangées, de sorte que le voile du Troque passe par une sorte de stade Annélide, puis, une régularisation amène toutes les cellules sur un seul rang.

D'une façon générale, il semble qu'on puisse considérer le voile comme formé fondamentalement par les trochoblastes $1a^2$-$1d^2$. Sauf dans le cas où le voile est réduit ou rudimentaire, (*Unio, Chœtopterus*), ils entrent toujours dans sa formation, au moins partiellement (*Planorbis, Nereis*). Il vient s'y ajouter selon les cas, des éléments empruntés au deuxième quartette (*Trochus, Amphitrite, Arenicola*, etc., ou au premier et au deuxième à la fois, (*Ischnochiton, Planorbis*).

Il n'existe pas chez le Troque de premier somatoblaste différencié dès le début, mais dans la suite du développement, les dérivés de *2d* ont une histoire un peu particulière ; c'est une transition au somatoblaste volumineux très spécialisé des Lamellibranches.

La constitution des lèvres du blastopore a les plus grands rapports avec celle de *Ischnochiton* ; la fermeture du blastopore a lieu d'arrière en avant selon la règle habituelle.

Il se produit dans la région issue de *2d*, en arrière du blastopore, un centre de formation cellulaire actif. Sa prolifération a pour effet de rejeter en avant tout le champ du voile dont le centre coïncidait primitivement avec le pôle opposé au blastopore.

La glande coquillière est formée en majeure partie, sinon en totalité, par le centre de formation postérieur.

Le manteau apparaît comme un bourrelet entourant le bord de la coquille, et la cavité palléale constitue au début une invagination médiane ventrale.

Le pied naît aussi en grande partie aux dépens du centre de formation postérieure ; il apparaît sur l'emplacement de la partie postérieure du blastopore fermé par concrescence latérale, ce qui explique son apparence bilobée chez le Troque et sa double origine chez certains animaux.

Le mésoderme se forme, comme cela a lieu très vraisemblablement chez tous les Mollusques et Annélides, aux dépens de la cellule *4d* ; son développement présente les plus étroits rapports avec ce qui a été vu chez l'Ombrelle.

Je n'ai pas trouvé de mésoderme secondaire (mésenchyme) chez le Troque. S'il existe, son apparition est très tardive ; c'est un argument contre l'opinion que ce mésenchyme serait le mésoderme primitif des Mollusques et Annélides.

Les autres éléments du quatrième quartette sont purement endodermiques, comme ceux du cinquième qui se forme ensuite.

Les deux premiers sillons de segmentation sont obliques au futur plan sagittal de la larve, qui est bissecteur de l'angle qu'ils forment entre eux. Les cas où l'on a observé la coïncidence de ce plan avec le deuxième sillon de segmentation sont dûs à une différence dans la taille des cellules, notamment à la dimension relative des macromères.

Dans tout le détail de la segmentation du Troque, on observe une régularité fort grande ; le clivage est nettement spiral dès le début, et jusqu'à une période très avancée. Quelques divisions bilatéralement symétriques se superposent à cette segmentation, mais peu nombreuses et tardives. Il semble qu'il n'y ait jamais une symétrie bilatérale complète, à partir du stade à quatre cellules. La première division d'apparence bilatérale a lieu au stade 97 (division de $2c^{11}$ symétrique de $2a^{11}$). C'est là aussi la première violation de la loi de perpendicularité (Sachs-Hertwig), tandis que la loi d'alternance (Kofoid) est nettement et régulièrement violée dès le stade 81. La loi de perpendicularité rend donc mieux compte des faits que la loi d'alternance, qui paraît bien, du reste, n'en être qu'un corollaire. Il sem-

ble que, dans la majorité des cas, ces deux lois soient violées sensiblement plus tôt, de sorte que le Troque serait un type relativement très régulier, dans lequel les lois physiques et physiologiques font sentir longtemps leur action.

L'asymétrie finale des Gastéropodes paraît en relation très nette avec la segmentation. M. Conklin a vu cette asymétrie se montrer au moment de la formation du cinquième quartette. Mes observations confirment absolument cette découverte jusqu'ici isolée et j'ai indiqué des traces de cette asymétrie plus tôt encore, dans les dimensions et les rapports de ces cellules *4a*.

Toutefois la torsion proprement dite s'effectue beaucoup plus tard que l'apparition du cinquième quartette. Elle est rapide ; le mouvement principal se produit en quelques heures et a lieu nettement autour d'un axe longitudinal. L'asymétrie inverse des formes sénestres paraît en relation avec une inversion totale de la segmentation.

L'enroulement du sac viscéral est indépendant de la torsion qui est caractéristique des Gastéropodes, tandis que l'enroulement et la flexion s'observent aussi chez les Céphalopodes par exemple. Chez le Troque, l'enroulement qui précède la torsion est nettement exogastrique comme celui du Nautile, et d'abord entièrement symétrique. C'est seulement après la torsion et au moment où commencent à apparaître sur la coquille les ornements de l'adulte, que l'enroulement spiral se prononce.

Conclusion

On ne peut manquer, après une étude détaillée de la segmentation d'un Gastéropode, d'être frappé des multiples ressemblances que ce phénomène présente dans tout le groupe des Mollusques et même des Annélides et des Polyclades ; et il est intéressant de remarquer que plus on avance dans cette étude, plus on semble admettre une affinité étroite entre ces divers animaux.

Ainsi M. Bobretzky, en **1877**, pensait que les Mollusques n'avaient de commun avec les autres embranchements que la gastrula.

D'autre part, H. Fol (**1876**, p. 416) reconnaissait bien l'existence d'une ressemblance entre la segmentation des Mollusques et celle de certains Turbellariés, mais il la croyait limitée aux tout premiers stades. MM. Rabl (**1879**), Hatschek (**1880**) et Blochmann (**1882**) ne trouvaient même pas que les rapports fussent très étroits entre les Gastéropodes et les Lamellibranches.

Le grand travail de M. Wilson (**1892**) montra tout à coup des ressemblances frappantes entre les Gastéropodes, les Annélides et les Polyclades. Le savant auteur prouva que chez tous ces animaux, la segmentation était identique jusqu'au stade 28 et qu'il se formait toujours trois quartettes de micromères. Mais là, pensait-il, s'arrêtait la ressemblance avec les Polyclades; chez ceux-ci en effet, deux des premiers quartettes de micromères devenaient du mésoderme tandis qu'ils étaient purement ectodermiques chez les autres animaux. La formation du feuillet moyen aux dépens de la cellule *4d* était la même chez les Mollusques et les Annélides, mais à partir de là, M. Wilson croyait que les deux groupes d'êtres se séparaient l'un de l'autre.

En **1895**, M. Lillie rapprocha les Acéphales des Gastéropodes et montra l'identité d'origine et de destinée du premier somatoblaste *2d* chez les Acéphales et les Annélides.

M. Conklin (**1897**) retrouva chez les Mollusques l'homologue de la croix des Annélides et montra la ressemblance des divisions du premier quartette dans ces deux groupes ; il découvrit l'organe sensoriel apical, indiqua que les ganglions cérébroïdes naissaient toujours du premier quartette, que le quatrième quartette donnait toujours à la fois du mésoderme et de l'endoderme, tandis que le cinquième était purement endodermique, que les relations axiales de tous les blastomères (excepté peut-être les macromères) étaient toujours les mêmes, etc. « What a wonderful parallel is this between animals so unlike in their end stages ! » s'écriait-il alors.

Et les ressemblances n'ont fait que s'accroître depuis lors. En **1898**, M. Wilson montrait que, même chez les Polyclades, les

trois premiers quartettes de micromères produisent de l'ectoderme et que ce sont seulement des dérivés du deuxième et du troisième qui fournissent du mésoblaste.

Or une formation de mésoderme analogue avait déjà été observée chez certains Mollusques.

En **1899**, M. Heath trouva que chez *Ischnochiton* la formation du voile était, pour ainsi dire, identique à celle que M. Mead (**1897**), avait observée chez *Amphitrite*.

Enfin j'ai moi-même étendu presque toutes ces ressemblances à un animal du groupe très primitif des Rhipidoglosses. J'ai vu chez le Troque se former trois quartettes ectodermiques, le mésoderme naître de la cellule *4d*, le voile, la croix, l'organe apical, le blastopore, le stomodœum, etc., se former de la même manière que chez tous les animaux précédents.

A quoi peuvent être dues ces étonnantes ressemblances ?

M. Driesch répondait, en **1893**, qu'elles s'expliquaient d'elles-mêmes par le jeu partout identique des mêmes actions mécaniques. Il admettait (p. 36) que la segmentation donnait naissance à des fragments entièrement indifférents et bons à tout faire : « dass durch die Theilung bei der Furchung völlig gleichwerthige, zu Allem fähige (indifferente) Stücke geschaffen werden », et (p. 37) que le mode de division était sans importance pour le résultat final : « dass der Furchungsmodus etwas für das Zukünftige Unwesentliches ist. » C'est la situation des blastomères, continuait-il (p. 39), qui détermine seule leur destinée future : « Die relative Lage einer Blastomere im Ganzen wird wohl ganz allgemein bestimmen, was aus ihr hervorgeht... oder anders gesagt : ihre prospektive Beziehung ist eine Funktion des Ortes. » Ce sont donc les actions mécaniques extérieures qui régissent seules toute la segmentation (p. 41) : « Es sind also gewisse äussere Umstände, welche die Furchung beherrschen, in Form *empirischer Gesetze* ganz oder nahezu bekannt. »

Cette opinion est aussi celle de M. Hertwig (**1887** et **1894-1896**).

Une pareille conception est certainement exagérée. Nous avons vu

que si une action purement physique, la capillarité, était capable d'expliquer l'arrangement des éléments lors des premiers stades de de la segmentation spiralée, — et peut-être dans certains cas de la segmentation radiale, — elle ne suffisait pas à expliquer la disposition des stades suivants ; elle ne suffisait même pas à expliquer pourquoi la segmentation est tantôt du type spiral, tantôt du type radial. La pression réciproque des éléments ne suffit pas davantage à rendre compte de la direction des divisions ; rappelons-nous par exemple la formation des petits éléments $4d^{11}$ et $4d^{21}$, chez *Trochus* et *Amphitrite*.

Parmi les lois qu'on pourrait appeler physiologiques, la loi d'alternance (Kofoid, **1894**), est souvent violée, et la loi de perpendicularité des fuseaux successifs, (Sachs, **1878**, — Hertwig, **1894**) que nous avons vue se maintenir si longtemps chez notre type, finit par y subir des exceptions.

De plus, les expériences de Chabry (**1887**) sur les Ascidies, de M. Crampton (**1896**) sur *Ilyanassa*, ont démontré que, chez ces animaux tout au moins, toutes les cellules n'étaient pas en réalité indifférentes et bonnes à tout faire.

M. Driesch a, du reste, reconnu lui-même ce que sa théorie avait d'exagéré, puisqu'il a (**1894**, p. 69) fait intervenir dans l'ontogénèse la structure du protoplasma et qu'il a admis depuis (**1897**) l'existence dans l'œuf d'une polarité et d'une architecture assez compliquée.

A l'extrême opposé de cette théorie des facteurs purement externes, se trouve la théorie de la mosaïque, dont la formule peut s'énoncer (Delage, **1895**, p. 328) : « Le but de la segmentation est de séparer les matériaux qualitativement différents contenus dans le noyau. » D'après cette hypothèse, « les diverses parties du futur organisme seraient, en effet, déposées côte à côte dans l'œuf comme les pièces distinctes d'une mosaïque. »

Tout d'abord, il faut reconnaître que le noyau n'est pas seul en cause ici : l'expérience de M. Crampton, (**1896**) qui, chez *Ilyanassa*,

empêche la formation du mésoderme en enlevant le lobe vitellin non nucléé, d'où il devait tirer son protoplasma, démontre bien que le noyau ne joue pas, dans ce cas, le principal rôle.

Disons donc que la segmentation doit séparer des matériaux qualitativement différents, prédéterminés dans l'œuf. Le développement du Troque avec son caractère précis, dans lequel on voit toujours et invariablement une cellule, née à un moment déterminé, d'une autre cellule également déterminée, dans des conditions toujours les mêmes et ayant ensuite, semble-t-il, fatalement la même destinée, paraît bien l'illustration la plus nette, la plus frappante de cette conception et on pourrait lui appliquer avec justice ce que M. Wilson a dit du développement de *Nereis* (**1893**, p. 613) : « The development is here a visible mosaic-work, not one ideally conceived by a mental projection of the adult characteristics back upon the cleavage stages. »

Telle est bien évidemment aussi l'idée que se fait M. Conklin (**1897**) du développement de *Crepidula*. Cependant le caractère mosaïque du développement de ce dernier animal a été révoqué en doute. Pour que la théorie de la mosaïque fût vérifiée, dit M. Delage (**1899**, p. 169) « il faudrait que chaque groupe cellulaire provenant d'un blastomère donné, correspondît à un organe donné ou à un groupe d'organes ; il faudrait que les plans de segmentation séparassent, en même temps que les blastomères, les organes principaux de l'adulte. Or il n'en est rien, les masses cellulaires qui forment les organes ne correspondent pas du tout aux blastomères des stades jeunes ; les surfaces de séparation des organes ne correspondent nullement aux plans de segmentation : le velum, par exemple, emprunte ses éléments partie au 1er quartette, partie au second ; le pied provient partie du premier, partie du second, et ainsi des autres. »

On pourrait peut être répondre que la théorie de la mosaïque, réduite à la formule citée plus haut, demande seulement l'existence dans l'œuf de matériaux destinés à différents organes et que la segmentation a pour but de séparer, mais qu'elle n'exige pas que cette

séparation soit faite le plus simplement possible. La théorie dit : il existe des matériaux et ils devront être séparés; mais elle n'impose pas de mode de séparation spécial. Admettant par exemple que les matériaux du mésoderme soient préformés dans une certaine région de l'œuf, la théorie de la mosaïque n'exige pas, il me semble, que ces matériaux soient isolés d'un seul coup, dans une seule cellule; rien n'empêche qu'une cloison en isole d'abord une partie, ou au contraire qu'une cellule emporte, avec les matériaux mésodermiques, d'autres matériaux, appartenant par exemple à l'endoderme, et qui en seront séparés plus tard. Il ne semble pas que la théorie de la mosaïque exige que les surfaces de séparation des organes correspondent aux plans de segmentation. Cela serait évidemment beaucoup plus logique et plus simple, mais il est rare que les procédés les plus simples soient ceux employés dans la nature. « Il nous semble, dit fort bien M. Delage (**1899**, p. 170) que pour arriver à ses fins, la nature suit le plus souvent les voies les plus détournées, les plus indirectes, gaspillant le temps et les efforts. » On renverserait la théorie de la mosaïque si l'on démontrait qu'un organe pût naître indifféremment d'un blastomère quelconque de la segmentation. Or, pour le groupe des Mollusques, cette preuve ne paraît pas avoir été fournie.

Quoi qu'il en soit, il est bien certain que la théorie de la mosaïque n'est pas universellement applicable. Les expériences de M. Driesch (**1892**) sur les Oursins ont montré qu'un blastomère isolé pouvait produire immédiatement une larve entière et non une partie de larve, ce qu'exigerait la théorie. L'existence de formes telles que beaucoup d'Echinodermes, de Cœlentérés, de Vertébrés, dans lesquelles on ne connaît pas de relation définie entre les premiers plans de clivage et les organes de l'adulte et dont la segmentation est du type « indéterminé » de M. Conklin (**1897**, p. 191) est aussi contraire à la mosaïque, ainsi que les expériences multiples dans lesquelles la pression détermine l'orientation des fuseaux chez certains animaux.

Je sais bien que, de l'avis de M. Conklin (**1897**, p. 191), cette

classe d'animaux à segmentation indéterminée pourra diminuer par la suite, quand nous connaîtrons mieux leur segmentation et que d'après M. Eisig (**1898**, p. 248), cette classe ne durera pas plus longtemps que notre ignorance sur leurs lignées cellulaires. On a même attaqué (Heider, **1897**, p. 377), certains points des expériences sur la compression, qui sont, selon le mot de M. Eisig (**1898**, p. 248), le « boulevard » de la segmentation indéterminée. Pour l'instant, il faut admettre que ce type de clivage indéterminé existe, et par suite que la théorie de la mosaïque n'est applicable tout au plus que dans certains groupes.

Cette remarque me dispensera d'exposer en détail la question si discutée de l'homologie des cellules de la segmentation. Il est bien évident que l'on ne peut prouver l'existence d'une homologie complète entre des blastomères qui n'ont ni une origine ni une destinée rigoureusement déterminées. Mais dans l'intérieur même du groupe comprenant les Amphineures, les Gastéropodes, les Lamellibranches, les Annélides, je ne vois aucune raison pour repousser l'homologie de blastomères qui ont une formation comparable et qui donnent naissance à des organes que l'on s'accorde à considérer comme homologues.

Ainsi, la théorie de la mosaïque n'est pas plus générale que l'hypothèse opposée. « Toutes ces théories absolues sont également fausses. Il est tout aussi contraire aux données de la plus simple observation d'affirmer que toute cellule contient en puissance l'être entier, que de nier que beaucoup de cellules aient une grande élasticité dans leurs aptitudes évolutives. Car, si à ceux-ci la Régénération et les néo-formations pathologiques opposent une objection irréfutable, ceux-là n'ont aucun fait qui leur permette d'affirmer qu'une cellule musculaire puisse se transformer en cellule nerveuse ou glandulaire, ni *a fortiori* régénérer l'organisme entier. La vérité est entre les deux. » (Delage, **1895**, p. 335.)

Il faut donc admettre que le caractère mosaïque du développement est extrêmement variable selon les types ; il varie même selon les

périodes de l'ontogenèse : M. Wilson a vu le caractère mosaïque s'accentuer pendant le développement de l'Amphioxus (**1893**, p. 610). Peut-être y a-t-il quelque chose d'analogue chez le Troque, puisque nous avons vu une action externe, la capillarité, y être plus puissante sur les stades très jeunes que sur les stades plus avancés.

Il se trouve que les Gastéropodes sont parmi les animaux où le clivage est le mieux déterminé. « The gasteropod egg, dit M. Wilson (**1896**, p. 20), is thus a strict extreme, forming the last term in a series of which the Medusa, Amphioxus, the Teleost and the Echinoderm form the earlier terms, while the frog and the Ctenophore occupy intermediate positions. »

Selon les types, l'œuf en segmentation offre donc plus ou moins de prise aux actions externes. Très puissantes, presque toutes-puissantes, sur les êtres à segmentation indéterminée, ces actions sont à peu près sans effet sur les œufs du type déterminé. Elles ne cessent pas néanmoins d'intervenir dans le développement et j'ai montré que certaines dispositions des premiers stades doivent leur être en majeure partie attribuées ; mais dans la suite du développement des Gastéropodes leur intervention est masquée par la prédominance des facteurs internes dont il faut bien admettre l'existence, quoique leur nature exacte soit loin d'être connue.

OUVRAGES CITÉS

1898. Amaudrut (A.). La partie antérieure du tube digestif et la torsion chez les Mollusques Gastéropodes. (*Annales Sciences nat.* 8[e] série VII, p. 1-291, pl. I-X).

1882. Beneden (E. van). Contribution à l'histoire des Dicyémides, (*Archives de Biologie* III, p. 195-228, pl. VII-VIII).

1880. Beneden (E. van) et Ch. Julin. Observations sur la maturation la fécondation et la segmentation de l'œuf des Cheiroptères. (*Archives de Biologie,* I, p. 551-571, pl. XXII-XXIII.)

1886. Berthold (G.), Studien über Protoplasmamechanik. (*Leipzig,* 332 p., 7 pl.).

1882. Blochmann (F.). Über die Entwicklung der *Neritina fluviatilis* Müll. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie,* XXXVI, p. 125-174, pl. VI-VIII).

1883. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Gastropoden. 1° Zur Entwicklung von *Aplysia limacina* L. — 2° Über das Schicksal des Blastoporus bei *Paludina vivipara* Müll. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie,* XXXVIII, p. 392-410, pl. XX-XXI).

1877. Bobretzky (N. W.). Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. 1° Embryologie von *Nassa mutabilis.* — 2° Entwickelung von *Fusus* sp. — 3° Zur Physiologie der *Natica.* (*Archiv f. mikr. Anatomie,* XIII, p. 95-169, pl. VIII-XIII.)

1883. Born (G.). Die Plattenmodellirmethode. (*Archiv. f. mikr. Anatomie,* XXII, p. 584-599).

1885. Boutan (L.). Recherches sur l'Anatomie et le Développement de la Fissurelle. — Comparaison de la Fissurelle avec les types voisins. (*Archives de Zoologie expérimentale,* 2[e] série, III *bis,* 173 p , pl. XXXI-XLIV).

1898. — Les bacs-filtres du laboratoire de Roscoff pour l'élevage des embryons. (*Archives de Zoologie expérimentale,* 3[e] série, VI, *Notes et Revue,* p. XVII-XX).

1899. — La cause principale de l'asymétrie des Mollusques gastéropodes. (*Archives de Zoologie expérimentale,* 3[e] série, VII, p. 203-342).

1887. Bouvier (E. L.). Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes Prosobranches. (*Annales Sciences naturelles,* 7[e] série, III, 510 p., 19 pl.)

1876. Brooks (W. K.). The affinity of Mollusca and Molluscoïda. (*Proceedings Boston Soc. Nat. Hist.,* XVIII, p. 225-236).

1878. — Preliminary observations upon the development of marine Prosobranchiate Gasteropods. (*Chesapeake Zool. Lab. J. Hopkins Univ.,* 1878, p. 121-142, pl. VIII).

1894. Bunting (Martha). The origin of the Sex cells in *Hydractinia* and *Podocoryne* and the development of *Hydractinia*. (*Journal of Morphology*, IX, p. 203-236, pl. IX-XI).

1877. Bütschli (O.). Entwicklungsgeschichtliche Beiträge 1° Zur Entwicklungsgeschichte von *Paludina vivipara* Müll. — 2° Einige Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis* Müll. — 3° Zur Kentniss des Furchungsprocess und des Keimblätterbildung bei *Nephelis vulgaris* Moq. Tand. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXIX, p. 216-254, pl. XV-XVIII).

1887. — Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymetrie der Gasteropoden speciell die Asymetrie im Nervensystem der Prosobranchiaten. (*Morpholog. Jahrbuch* XII, p 202-222, pl. XI-XII.)

1900 *a*. Carazzi (D.). L'embriologia dell' *Aplysia limacina* L. fino alla formazione delle strisce mesodermiche. Le prime fasi dello sviluppo del *Pneumodermon mediterraneum* van Ben. (*Anatomischer Anzeiger*, XVII, p. 77-102).

1900 *b*. — Georgevitch und die Embryologie von *Aplysia*. (*Anatomischer Anzeiger*, XVIII, p. 382-384).

1823. Carus (C. G.). Von den æusseren Lebensbedingungen der weiss- und kaltblutigen Thiere. (*Mémoires couronnés par l'Académie de Copenhague*, 1823, p. 51-71).

1827. — Neue Beobachtungen über das Drehen des Embryo im Ei der Schnecken. (*Nova Acta Academiæ Leopoldino-Carolina Naturæ curiosorum*, XIII, p. 763-772, pl. XXXIV).

1832. — Neue Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte unserer Flussmuschel. (*Verhandl. d. Kais. Leopoldino-Carolischen Akademie d. Naturforscher*, XVI-1, p. 3-87, pl. I-IV).

1887. Chabry (L.). Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples (*Journal Anat. et Phys.*, XXIII, p. 167-319, pl. XVIII-XXII).

1900. Child (Ch. M.). The early development of *Arenicola* and *Sternaspis* (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, IX, p. 587-723, pl. XXI-XXV).

1857. Claparède (Edouard). Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Neritina fluviatilis* (*Arch. f. Anat. u. Phys.* 1857, p. 109-248, pl. IV-VIII).

1855. Clark (Will.) History of the british marine Testaceous Mollusca, distributed in their natural order on the basis of the organisation of the animals; with references and notes of every british species. (*London*).

1891. Conklin (E. G.). Preliminary note on the Embryology of *Crepidula fornicata* and *Urosalpinx cinerea*. (*J. Hopkins University Circular*, X, n° 88, p. 89-90).

1897. CONKLIN (E. G.). The embryology of *Crepidula*, a contribution to the cell lineage and early development of some marine Gasteropods. (*Journal of Morphology*, XIII, p. 1-226, pl. I-IX).

1895. COOKE (The reverend A. H.) Molluscs (*in : The Cambridge Natural History edited by S. F. Harmer and A. E. Shipley — London, Macmillan*, 535 p.)

1894. CRAMPTON (Henry E.). Reversal of Cleavage in a sinistral Gasteropod (*Ann. of the New York Acad. of Sciences*, VIII, p. 167-170, pl. V).

1896. — Experimental studies on Gasteropod development. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, III, p. 1-19, pl. I-IV).

1895. DELAGE (Yves). La structure du Protoplasma et les théories sur l'Hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. (*Paris-Reinwald*, 878 p.)

1899. — [Analyse et critique de :] CONKLIN (E. G.). Développement de *Crepidula*: contribution à l'étude des lignées cellulaires et du premier développement de quelques Gastéropodes marins. (*Année biologique* III, 1897, p. 169-170).

1892. DREYER (Friedrich). Die Principien der Gerüstbildung bei Rhizopoden, Spongien und Echinodermen. Ein Versuch zur mechanischen Erklärung organischer Gebilde. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XXVI. p. 204-468, pl. XV-XXIX).

1891. DRIESCH (Hans). Die mathematisch-mechanische Bedeutung morphologischer Probleme der Biologie. Eine kritische Studie (*Jena, Fischer*, 59 p).

1892. — Entwicklungsmechanische Studien. 1° Der Werth der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung. Experimentelle Erzeugung von Theil-und Doppelbildungen. — 2° Über die Beziehungen des Lichtes zur ersten Etappe der thierischen Formbildung. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LIII, p. 160-184, pl. VII).

1893. — Entwicklungsmechanische Studien. — 3° Die Verminderung des Furchungsmaterials und ihre Folgen (Weiteres über Theibildungen). — 4° Experimentelle Veränderungen des Typus der Furchung und ihre Folgen (Wirkungen von Warmzurfuhr und von Druck). — 5° Von der Furchung doppeltbefruchteter Eier. — 6° Über einige allgemeine Fragen der theoretischen Morphologie. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LV, p. 1-62, pl. I-III).

1894. — Analytische Theorie der organischen Entwicklung. (*Leipzig*. 184 p.).

1895 *a*. — Von der Entwicklung einzelner Ascidienblastomeren. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, I, p. 398-413; pl. XVII).

1895 *b*. — Neuere Beiträge zur exakten Formenkunde in englischer Sprache. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, I, p. 414-441).

1897. Driesch (Hans). Betrachtungen über die Organisation des Eies und ihre Genese. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, IV, p. 75-124).

1898. Eisig (Hugo). Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden (*Mitth. Zool. Station z. Neapel*, XIII, p. 1-292, pl. I-IX).

1891. Erlanger (R. von). Zur Entwicklung von *Paludina vivipara*. (*Morpholog. Jahrbuch*, VII, p. 337-379 et 636-680, pl. XX-XXIII et XXXII-XXXIII).

1892 *a*. — On the paired nephridia of Prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most Prosobranchs, and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct. (*Quaterly Journal of micr. Sc.*, XXXIII, p. 587-623, pl. XXXVI-XXXVII).

1892 *b*. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gasteropoden. 1ter Theil : Zur Entwicklung von *Bythinia tentaculata*. (*Mitth. Zool. Station z. Neapel*, X, p. 375-407, pl. XXV-XXVI).

1894. — Zur Bildung des Mesoderms bei der *Paludina vivipara*. (*Morpholog. Jahrbuch*, XXII, p. 113-118, pl. V).

1886. Errera (Léo). Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes. (*Comptes rendus Acad. Sciences. Paris*. C. III, p. 822-824.)

1895. Eycleshymer (Albert C.). The early development of *Amblystoma*, with observations on some other Vertebrates. (*Journal of Morphology*, X, p. 343-418, pl XVIII-XXII).

1892. Fischer (P.) et E. L. Bouvier. Recherches et considérations sur l'asymétrie des Mollusques univalves. (*Journal de Conchyliologie, 2e Série*, XXXII, p. 117-207, pl. I-III).

1882. Fœttinger (Alexandre), Note sur la formation du mésoderme dans la larve de *Phoronis hippocrepia*. (*Arch. de Biologie*, III, p. 679-686, pl. XXXI).

1875. Fol (Hermann). Études sur le développement des Mollusques. 1er Mémoire : Sur le développement des Ptéropodes. (*Arch. Zoologie expérimentale*, 1re série IV, p. 1-214, I-X).

1876. — 2e Mémoire; Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes. (*Arch. Zoologie expérimentale*, 1re série V, p. 105-158, pl. I-IV).

1887. Fraipont (Julien). Le genre *Polygordius*. (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XIVe *Monogr.* 157 p. 16 pl.).

1895. Fujita (T.). Preliminary note on the mesoderm formation of Pulmonata. (*Zoological Magazine. Tokyo* VIII, p. 89-93, pl. XIV).

1855. Gegenbaur (Carl). Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte dieser Thiere. (*Leipzig. Engelmann*, 228 p., 8 pl.).

1900. Georgevitch (Peter). Zur Entwickelungsgeschite von *Aplysia depilans* L. (*Anatomischer Anzeiger*, XVIII, p. 145-174).
1901. — Carazzi und seine Kritik (*Anatomischer Anzeiger*, XIX, p. 253-255).
1896. Gœtte (Al.). Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Mollusken und Discussion darüber (L. Plate). (*Verh. Deutschen Zoolog. Gesell.* VI, p. 155-168).
1895. Gorham (F. P.). The cleavage of the egg of *Virbius zostericola* Smith. A contribution to Crustacean cytogeny. (*Journal of Morphology*, XI, p. 741-746, pl. XXXVII).
1827. Grant (R. E.). On the existence and uses of ciliæ in the young of the Gasteropodous Mollusca, and on the cause of the spiral turn of Univalvæ shells. (*Edimburgh Journal of Science*, VII, p. 121-125).
1899. Grobben (Karl). Einige Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Drehung und der asymmetrischen Aufrollung bei den Gastropoden (*Arbeiten Zool. Inst. Wien*, XII, 20 p.).
1901. Guiart (Jules). Contribution à l'étude des Gastéropodes Opisthobranches et en particulier des Céphalaspides. (*Mémoires Soc. Zool. de France* XIV, p. 5-219, pl. I-VII).
1882. Haddon (Alfred C.). Notes on the development of Mollusca. (*Quarterly Journal of micr. Science* XXII, p. 367-370, pl. XXXI).
1875. Hæckel (Ernst). Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. (Fortsetzung der Gastræatheorie). (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, IX, p. 402-508, pl., XIX-XXV).
1884. Haller (Bela). Untersuchungen über marine Rhipidoglossen. 1te Studie. (*Morpholog. Jahrbuch*, IX, p. 1-98, pl. I-VII)
1886. — Beiträge zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier, (*Morpholog. Jahrbuch*, XI, p. 1-53, pl. I-IV).
1894. — Studien über Docoglosse und Rhipidoglosse Prosobranchier nebst Bemerkungen über die phyletischen Beziehungen der Mollusken untereinander. (*Leipzig, Engelmann*, 173 p., 12 pl.).
1900 *a*. — Betrachtungen über die Phylogenese der Gonade und deren Mündungsverhältnisse bei niederen Prosobranchiern. (*Zoologischer Anzeiger*, XXIII, p. 61-66).
1900 *b*. — Erklärung. (*Zoologischer Anzeiger*, XXIII, p. 189).
1879. Hallez (P.). Contribution à l'histoire naturelle des Turbellariés. (*Travaux Inst. Zoolog. de Lille*, II, 213 p., 11 pl.).
1880. Hatschek (B.). Über Entwicklungsgeschichte von *Teredo*. (*Arbeiten Zool. Inst. Wien*, III, p. 1-45, pl. I-III).
1899. Heath (Harold). The development of *Ischnochiton*. (*Zool. Jahrbücher, Abth. f. Anat. u. Ontog.*, XII, p. 567-656, pl. XXXI-XXXV).

1897. Heider (Karl). Über die Bedeutung der Furchung gepresster Eier. (*Arch. f. Entwickelungsmechanick*, V, p. 373-377).

1896. Henneguy (Félix). Leçons sur la cellule. Morphologie et reproduction. (*Paris, Carré*, 541 p.).

1880. Hertwig (O.). Die Chætognathen; eine Monographie. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XIV, p. 196-311, 6 pl.).

1894 *a*. — La cellule, et les tissus, (trad. par *C. Julin, Paris*, 351 p.).

1894 *b*. — et 1897. — Zeit und Streitfragen der Biologie. (*Jena, Fischer*).

1887. Hertwig (O. und R.). Über den Befruchtungs — und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.*, XX, p. 120-241 et p. 477-510, pl. III-IX).

1893. Heymons (Richard). Zur Entwicklungsgeschichte von *Umbrella mediterranea*. Lam. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LVI, p. 245-298. pl. XIV-XVI).

1899. Holmes (Samuel). Reversal of Cleavage in *Ancylus*. (*The american Naturalist*, XXXIII, p. 871-876).

1900. — The early development of *Planorbis*. (*Journal of Morphology*, XVI, p. 369-458, pl. XVII-XXI)

1882. Horst (R.). On the development of the american Oyster. *Quarterly Journal of micr. Sc.*, XXII, p. 341-346.)

1877 *a*. — Jhering (Hermann von). Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. (*Leipzig, Engelmann*. 298 p., 8 pl.).

1877 *b*. — Zur Morphologie der Niere der sog. « Mollusken ». (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXIX, p. 583-614, pl. XXXV).

1891. — Sur les relations naturelles des Cochlides et des Ichnopodes. *Bull. Scientif., France et Belgique*, XXIII, p. 148-257, pl. IV-VI).

1893. Jordan (E.-O.). The habits and development of the Newt (*Diemyctylus viridescens*). (*Journal of Morphology*. VIII, p. 260 358, pl. XII-XVIII).

1894. Jordan (E.-O.) and Eycleshymer (A.-C.). On the cleavage of Amphibian ova. (*Journal of Morphology*, IX, p. 407-416, pl. XXVI).

1880. Keller (Conrad). Studien über Organisation und Entwicklung der Chalineen (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXXIII, p. 317-349, pl. XVIII-XX).

1891. Knipowitsch (N.). Über die Entwicklung von *Clione limacina*. (*Biologisches Centralblatt*, XI, p. 300-303).

1894. Kofoid (C.-A.). On some laws of cleavage in *Limax*. A preliminary notice. (*Proceedings American Acad. of Arts and Sciences. New series*, XXI, p. 180-203, 2 pl).

1895. — On the early development of *Limax* (*Bull. Mus. Comp. Zoology Harvard College*, XXVII, n° 2, p. 35-118, 8 pl.).

1859. Lacaze-Duthiers (H. de). Mémoire sur le Système nerveux de l'Haliotide (*Haliotis tuberculata* et *H. lamellosa* Lamk.). (*Annales Sciences naturelles*, 4e série, XII, p. 247-305, pl. IX-XI).

1860. — Mémoire sur l'Anatomie et l'Embryogénie des Vermets (*Vermetus triqueter* et *V. semisurrectus* Phil.). (*Annales Sciences naturelles*, 4e série, XIII, p. 209-296, pl. IV-IX).

1870. — Etudes sur la Morphologie des Mollusques. 2e mémoire. Asymetrie des Gastéropodes. (*Comptes rendus Acad. Sciences. Paris*, LXX, p. 43-46).

1881. Lang (Arnold). Der Bau von *Gunda segmentata* und die Verwandtschaft der Plathelminthen mit Cœlenteraten und Hirudineen. (*Mitth. Zool. Station Z. Neapel*, III, p. 187-251).

1884. — Die Polycladen Seeplanarien des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XIte Monographie, 688 p., 39 pl.).

1891. — Versuch einer Erklärung der Asymmetrie der Gasteropoden. (*Vierteljahrschrift der Naturforsch. Gesell. Zürich*. XXXVI, 33 p.).

1898. — Traité d'Anatomie comparée et de Zoologie, traduit de l'allemand par G. Curtel. (*Paris, Carré, 2 vol.*)

1873. Langerhans (Paul). Zur Entwickelung der Gastropoda Opisthobranchia. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie* XXIII, p. 171-179, pl. VIII).

1877. Lankester (E. Ray). Notes on the Embryology and classification of the animal kingdom. (*Quaterly Journal of micr. Sc.*, XVII, p. 399-454).

1862. Lereboullet (A.). Embryologie du Lymnée des étangs (*Limnæus stagnalis* Lam.). (*Annales Sciences naturelles*, 4e série XVIII, p. 87-211, pl. XI-XIV *bis*).

1895. Lillie (Frank R.). The Embryology of the Unionidæ. A study in cell-lineage. (*Journal of Morphology* X, p. 1-100, pl. I-VI.).

1881. Locard (Arnould). Études sur les variations malacologiques d'après la faune vivante et fossile de la partie centrale du bassin du Rhône. (*Paris, 2 vol., 5 pl.*).

1848. Lovén (S.). Bidrag till Kännedomen om Utvecklingen af Mollusca acephala lamellibranchiata. (*Handlingar K. Sœsk Vetensk. Akad.* 1848).

1882. Ludwig (Hubert). Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa* Forbes. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXXVII, p. 1-98, pl. I-VIII).

1890. Maas (Otto). Über die Entwicklung des Süsswasserschwammes. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, L, p. 526-554, pl. XXII-XXIII).

1885. Mc Murrich (J. Playfair). On the existence of a post-oral band of Cilia in Gasteropod Veligers. (*J. Hopkins University Circular*, V, p 5-6).

1886. — A contribution to the Embryology of the Prosobranch Gasteropods. (*Studies Biol. Lab. J. Hopkins Univ.*, III, p. 403-450 pl. XXIV-XXVII).

1897. Mead (A. D). The early development of marine Annelids. (*Journal of Morphology*, XIII, p. 227-326, pl. X-XIX),

1896. Meisenheimer (Johannes). Entwicklungsgeschichte von *Limax maximus* L. 1ter Theil; Furchung und Keimblätterbildung. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LXII, p. 415-468, pl. XX-XXIII).

1901. — Entwicklungsgeschichte von *Dreissensia polymorpha* Pall. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LXIX, p. 1-137, pl. I-XIII).

1893. Metcalf (Meynard M.). Contribution to the embryology of *Chiton*. (*Studies Biol. Lab. J. Hopkins Univ.*, V, p. 249-267, pl. XV-XVI).

1871. Metschnikoff (Elias). Entwicklungsgeschichte des *Chelifer*. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXI, p. 513-525. pl. XXXVII-XXXIX).

1874 *a*. — Studien über die Entwickelung der Medusen und Siphonophoren. (*Zeitschrift f. wiss Zoologie*, XXIV, p. 15-83, pl. II-XII).

1874 *b*. — Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (*Chilognathi*). *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXIV, p. 253-283, pl. XXIV-XXVII).

1886. Patten (William). The embryology of *Patella*. (*Arbeiten Zool. Inst. Wien*, VI, 26 p., 5 pl.).

1887. Pelseneer (Paul). Recherches sur le système nerveux des Ptéropodes (*Archives de Biologie*, VII, p. 93-129, pl. IV.).

1888. — Report on the *Pteropoda* collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. (*The voyage of H. M. S. Challenger. Zoology*, XXIII. Part III *Anatomy*, 108 p., 5 pl.)

1891. — Contribution à l'étude des Lamellibranches. (*Archives de Biologie*, XI, p. 147-312, pl. VI-XXIII).

1893. — Recherches sur divers Opisthobranches. (*Mémoires couronnés Acad. Roy. Sciences, Lettres et B.-Arts*, *Belgique*, LIII, f. 4, 157 p., 25 pl.).

1894. — Introduction à l'étude des Mollusques. (*Bruxelles, Lamentin*, 217 p.).

1896. — Les reins, les glandes génitales et leurs conduits dans les Mollusques. (*Zoologischer Anzeiger*, XIX, p. 140-145).

1899. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. (*Mémoires couronnés Acad. Roy. Sciences, Lettres et B.-Arts, Belgique*, LVII, 113 p., 24 pl.).

1897. PERRIER (Edmond). Traité de Zoologie, f. IV. (p. 1345-2140). (*Paris, Masson*).

1889. PERRIER (Rémy). Recherches sur l'anatomie et l'histologie du Rein des Gastéropodes Prosobranches. (*Annales Sciences naturelles*, 7e série, VIII, p 61-315, pl V-XIII).

1896. PLATE (Ludwig H.). Bemerkungen über die Phylogenie und die Entstehung der Asymetrie der Mollusken. (*Zoolog. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog.*, IX, p. 162-206).

1861. PLATEAU (F.). Recherches expérimentales et théoriques sur les figures d'équilibre d'une masse liquide sans pesanteur. 5e série. (*Annales de Chimie et de Physique*, 3e série, LXII, p. 210-222).

1873. — Statique expérimentale et théorique des liquides soumis aux seules forces élémentaires. (*Gand.*).

1890. PRUVOT (G.). Sur le développement d'un Solénogastre. (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris.* XCI, p. 689-692).

1894. — Essai sur la topographie et la constitution des fonds sous-marins de la région de Banyuls, de la plaine du Roussillon au golfe de Rosas. (*Archives de Zoologie expérimentale*, 3e série, II, p. 599-672, pl. XXIII).

1895. — Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (Golfe du Lion). (*Archives de Zoologie expérimentale*, 3e série. III, p 629-658, pl. XXX).

1897. — Essai sur les fonds et la faune de la Manche occidentale (Côtes de Bretagne), comparés à ceux du Golfe du Lion. (*Archives de Zoologie expérimentale*, 3e série, V, p. 511-660, pl. XXI-XXVI).

1876. RABL (Carl) Über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel (*Unio pictorum*). Eine Anwendung der Keimblätter-Theorie auf die Lamellibranchiaten. (*Jenaische Zeitchr. f. Naturw.*, X, p. 310-393, 3 pl).

1879. — Über die Entwicklung der Tellerschnecke. (*Morpholog. Jahrbuch*, V, p. 562-660, pl. XXXII-XXXVIII).

1882. RAUBER (A.). Neue Grundlegungen zur Kenntnis der Zelle. (*Morpholog. Jahrbuch*, VIII, p. 233-338, pl. XI-XIV).

1898. ROBERT (A.). Sur le développement des Troques. (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris.* CXXVII, p. 784-785).

1900. — Le Troque (*Trochus turbinatus* Born). (*In :* Zoologie descriptive. Anatomie, histologie et dissection des formes typiques d'Invertébrés. L. Boutan, secrétaire de la rédaction. *Paris, Doin.* T. II, p. 381-415).

1901 *a*. — Sur la ponte des Troques. (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris*, CXXXII, p. 850-851).

1901 *b*. — La segmentation dans le genre *Trochus*. (*Comptes rendus Acad. Sciences, Paris*, CXXXII, p. 995-997.)

1896. Roux (Wilhelm). Über die Selbstordnung (*Cytotaxis*) sich « berührender » Furchungszellen des Froscheies durch Zellenzusammenfügung, Zellentrennung und Zellengleiten. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, III, p. 381-461, pl. XXI-XXII).

1897. — Über die Bedeutung « geringer » Verschiedenheiten der relativen Grösse der Furchungszellen für den Character des Furchungsschemas. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, IV, p. 1-74).

1878. Sachs (J.). Über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen. (*Arbeiten. Bot. Inst. Würzburg*, II, f. 1),

1872. Salensky (W.). Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien. (*Zeitschrift. f. wiss. Zoologie*, XXII, p. 428-454, pl. XXXV-XXXVII).

1886. — Etudes sur le développement des Vermets. (*Archives de Biologie*, VI, p. 655-759, pl. XXV-XXXII).

1883. Sarasin (P.-B.). Entwicklungsgeschichte der *Bithynia tentaculata*. (*Arbeiten Zoologisch-Zootom. Inst. Würzburg*, VI, p.1-68, pl. I-VII).

1880-81. Saville Kent (W.). A Manual of Infusoria (*London, David Bogue*, 2 vol. et 1 atlas).

1888. Schmidt (Ferdinand). Die Entwicklung des Fusses der Succineen. (*Sitz. Dorpater Naturforsch. Gesell.*, VIII, p. 451-452).

1895. — Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Stylommatophoren. (*Zoolog. Jahrbücher, Abth. f. Anat. u. Ontog.*, VIII, p. 318-341).

1881. Selenka (Emil). Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. (*Zoologische Studien*, II, *Leipzig*. 36 p., 7 pl.).

1882. Simroth (Heinrich). Über die Bewegung und das Bewegungsorgan des *Cyclostoma elegans* und der einheimischen Schnecken überhaupt. (*Zeitschrift. f. wiss. Zoologie*, XXXVI, p.1-67, pl. I).

1889. Über einige Tagesfragen der Malakozoologie, hauptsächlich Konwergenzerscheinungen betreffend. (*Zeitschrift f. Naturwissenschaft*, LXII, p. 65-97).

1896. — Mollusca (*in :* Bronn's Thierreich. Bd. III, *Lieferung* 22-23, p. 1-64).

1875. Spangenberg (F.). Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXV, *Suppl.* p. 1-64, pl. I-III.)

1879. Spengel (J. W.). Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Die Eibildung und das Männchen der *Bonellia*. — (*Mitth. Zool. Station zu Neapel*, I. p. 357-419, 5 pl.).

1881. — Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. Ein Beitrag zur Erkenntnis der Einheit des Molluskentypus. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*. XXXV, p. 333-383, pl. XVII-XIX).

1893. Stauffacher (H.). Eibildung und Furchung bei *Cyclas cornea*. (*Jenaische Zeitsch. f. Naturw*, XXVIII, p. 196-246, pl. XI-XV).

1896. Strassen (O. zur). Embryonalentwicklung der *Ascaris megalocephala*. (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, III, p. 27-105 et 133-190. pl. V-IX).

1897. Thiele (Johannes). Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. — III, Über Hautdrüssen und ihre Derivate. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LXII, p. 632-670, pl. XXXI-XXXII).

1901. — Über die Ausbildung der Körperform der Gastropoden. (*Archiv. f. Naturgeschichte*, LXVII, p. 9-22.)

1896. Tönniges (Carl). Die Bildung des Mesoderms bei *Paludina vivipara*. (*Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, LXI, p, 541-605, pl XXV-XXVI).

1901. Treadwell (Aaron L.). The Cytogeny of *Podarke obscura* Verrill. (*Journal of Morphology*, XVII, p. 399-486, pl. XXXVI-XL).

1881. Ulianin (B.). Zur Entwicklungsgeschichte der Amphipoden. (*Zeitschrift f. wiss Zoologie*, XXXV, p. 440-460, pl. XXIV).

1893. Valle (Ant. della). Gammarini del Golfo di Napoli (*Fauna und Flora des Golfes von Neapel*, XX[te] *Monogr.*, 948 p. 61 pl.).

1898. Viguier (Camille). Recherches sur les animaux inférieurs de la Baie d'Alger — V. Contribution à l'étude du développement de la *Tethys fimbriata* (*Archives de Zoologie expérimentale*, 3e Série, VI, p. 37-62, pl VII-IX).

1874. Villot (A.). Monographie des Dragonneaux (genre *Gordius* Dujardin). (*Archives de Zoologie experimentale*, 1re Série, III, p. 39-72 et 181-238, pl. I-II et VI-IX).

1850. Warneck (N. A.). Ueber die Bildung und Entwickelung des Embryos bei Gasteropoden (*Bull. Soc. Imp. des Naturalistes de Moscou*, XXIII, p. 90-194, pl. II-V).

1897. Wheeler (William M.). The maturation, fecundation and early cleavage of *Myzostoma glabrum* Leuckart (*Archives de Biologie*, XV, p. 1-77, pl. I-III).

1878. Whitman (C. O.) The embryology of *Clepsine* (*Quarterly Journal of micr. Sc.*, XVIII, p. 215-315, 4 pl.).

1887. — A Contribution to the history of the germ layer in *Clepsine*. (*Journal of Morphology*, I, p. 105-182, pl. IV-VI).

1897. Wierzejski (Anton.). Über die Entwicklung des Mesoderms bei *Physa fontinalis* L. (*Biologisches Centralblatt*, XVII, p. 388-394).

1892. Wilson (Edmund B.). The Cell-lineage of *Nereis*. A contribution to the cytogeny of the Annelid body (*Journal of Morphology*, VI, p. 361-480, pl. XIII-XX).

1893. — *Amphioxus* and the mosaic theory of development. (*Journal of Morphology*, VIII, p. 580-638, pl. XXIX-XXXVIII).

1894. Wilson (Edmund B.). Observations on the gemmule and egg development of marine Sponges. (*Journal of Morphology*, IX, p. 277-406, pl. XIV-XXV).

1896. — On cleavage and Mosaic-Work. (Appendix to : Crampton, 1896). (*Arch. f. Entwickelungsmechanik*, III, p. 19-26).

1898. — Considerations on Cell lineage and ancestral reminiscence based on a Re-Examination of some Points in the Early Development of Annelids and Polyclads. (*Annals New-York. Acad. of Sciences*, XI, p. 1-27).

1891. Wistinghausen (C. von). Untersuchungen über die Entwicklung von *Nereis Dumerilli* (*Mitth. Zool. Station z. Neapel*, X, p. 41-74, pl. VI-VII),

1896. Zoja (R.). Untersuchungen über die Entwicklung der *Ascaris megalocephala*. (*Archiv. f. mikr. Anatomie*, XLVII, p. 218-260, pl. XIII-XIV).

TABLE DES MATIÈRES

IIIe Partie

ÉTUDE COMPARÉE DES RÉGIONS ET DES ORGANES

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XII.

Reproduction artificielle des stades 4 à 16.

Photographies de bulles de savon imitant les premiers stades de la segmentation. Excepté dans les figures 5, 6 et 8, l'intérieur du godet, dans lequel les bulles sont disposées, a été peint en noir.

Fig. 1. Imitation du stade à quatre cellules avec sillons polaires égaux et parallèles, vue d'en haut.

2. La même vue de profil ; le plan de contact des deux bulles qui se touchent a la forme d'un rectangle.

3. Imitation du stade 4 à sillons polaires parallèles et inégaux, vue d'en haut, c'est la disposition habituelle chez le Troque : comparez la figure 15, planche XIII, et la figure III-3, du texte.

4. La même vue de profil ; le plan de contact a la forme d'un triangle curviligne isocèle à pointe tronquée. Comparez la figure III-4, du texte.

5. Imitation du stade 4 à sillons polaires croisés, vue d'en haut ; cf. figure III-5 du texte et figure 17, planche XIII.

6. Autre exemple de la même disposition, vue de profil. Les surfaces de contact ont la forme de deux triangles curvilignes isocèles opposés par le sommet. Comparez figure III-7 du texte.

7. Imitation du stade 8, dans le type de segmentation dit « orthoradial », vue d'en haut. Les éléments du quartette supérieur de bulles sont superposés à ceux du quartette basal et n'alternent pas avec eux.

8. Imitation du stade 8, dans le type de segmentation dit « spiral », vue d'en haut. Les éléments des deux quartettes alternent entre eux. C'est la disposition du Troque ; comparez la figure 19, planche XIII.

9. Imitation du stade 12, vue d'en haut. Comparez la figure 21, planche XIII.

10. Imitation du stade 16, vue d'en haut ; disposition habituelle chez le Troque. Comparez la figure 23, planche XIII.

11. La même vue de profil.

12. Stade 16, dans lequel les bulles représentant les « trochoblastes » alternent seulement avec le quartette basal, tandis que les quatre bulles apicales leurs sont superposées.

PLANCHE XIII.

Les figures 13 à 77 représentent les stades successifs du développement de *Trochus magus*. L'échelle de toutes ces figures est représentée au bas de la planche XIII et répétée au-dessous de la figure 74, planche XVIII.

Autant qu'il a été possible, les cloisons formées les dernières ont été marquées par un petit trait réunissant les deux éléments qui viennent de naître de la même cellule mère. Il en résulte que si un élément porte l'indication $1a^{222}$, par exemple, son voisin, auquel il est uni par un trait court, est nécessairement $1a^{221}$.

FIG. 13. Stade 2, vu par le pôle animal. Embryon de la ponte du 20 juin 1901 3 heures après midi, fixé à 4 heures 1/4 et éclairci tout entier.

FIG. 14. Stade 2, vu de profil ; embryon vivant de la même ponte, montrant la coque de l'œuf avec le micropile *m*, et les globules polaires. Ces derniers ont été supprimés dans toutes les figures suivantes. Les fuseaux annonçant le stade 4 ont été ajoutés d'après un embryon éclairci.

15. Stade 4, vu par le pôle animal. Embryon de la même ponte fixé à 5 heures et éclairci tout entier. Les fuseaux qui ont produit le stade 4 sont encore visibles.

16. Même embryon, vu de profil.

17. Stade 4, plus avancé ; des fuseaux annonçant le stade 8 ont apparu ; les sillons polaires sont devenus croisés. Embryon de la même ponte, éclairci tout entier à 5 heures 1/2.

18. Même embryon vu de profil.

19. Stade 8, à l'état de repos, vu par le pôle animal. Même ponte ; 5 heures 3/4 ; embryon éclairci tout entier.

20. Le même de profil.

21. Stade 12, vu par le pôle animal. Au lieu de *1B* lisez *2B* ; au lieu de *2B* lisez *2D*. Les fuseaux qui ont formé le deuxième quartette sont encore visibles ; d'autres, contenus dans le premier quartette, annoncent le stade 16. Ponte du 27 juin 1900, 2 heures 1/2 après midi ; embryon fixé à 5 heures, éclairci tout entier.

22. Le même de profil.

23. Stade 16, vu par le pôle animal. Même ponte, même heure, même procédé.

24. Le même de profil.

PLANCHE XIV.

FIG. 25. Stade 20, vu par le pôle animal. Les fuseaux indiquent le passage à 32 cellules. Ponte du 28 juin 1899 à 3 heures 1/4 ; embryon fixé à 6 heures du soir, éclairci tout entier.

26. Le même vu du côté postérieur. Les fuseaux qui ont produit le troisième quartette sont encore visibles.

27. Le même vu du côté droit, pour montrer l'enfoncement du macromère *3D*.

28. Le même vu par le pôle végétatif.

29. Stade 24, vu par le pôle animal. Par suite d'un repérage imparfait, effectué lors du tirage des planches, les lignes interrompues indiquant les cellules *3a*, *3b* et *3d* ont été rejetées un peu à droite de ces éléments. Ponte du 20 juin 1901 à 3 heures 1/2 ; embryon vivant, à 7 heures 1/2 du soir ; les fuseaux ont été ajoutés d'après un embryon éclairci.

30. Le même, côté postérieur.

31. Le même, vu par le pôle végétatif.

32. Stade 32, passage au stade 44, vu par le pôle animal ; la division de $1c^{12}$ étant presque achevée, il y a en réalité 33 cellules à cet embryon. Ponte du 27 juin 1900 à 2 heures 1/2 ; 6 heures 1/2 du soir ; embryon éclairci tout entier.

A partir de cette figure les noyaux des dérivés des trochoblastes $1a^2$-$1d^2$ ont été teintés.

33. Même embryon vu du côté postérieur.

Fig. 34. Stade 36, vu par le pôle animal. Même ponte, même heure, même procédé.
35. Stade 44, vu par le pôle animal. Ponte du 27 juin 1900 à 2 heures 1/2; 7 heures du soir; embryon éclairé tout entier.
36. Le même, vu du côté postérieur.
A partir de cette figure, les noyaux des petites cellules $2a^{22}$-$2d^{22}$ ont été représentés teintés.

PLANCHE XV

Fig. 37. Stade 44, passage à 48, vu par le pôle végétatif. Même embryon que les deux figures précédentes.
A partir de cette figure le blastopore a été serti d'un large trait noir.
38. Stade 48, passage à 55; vu par le pôle animal. Ponte du 27 juin 1900, à 2 h. 1/2; reconstruction d'un embryon fixé à 7 heures du soir.
39. Le même, vu du côté postérieur.
40. Le même, vu par le pôle végétatif.
41. Stade 55, passage à 64, vu par le pôle animal. Même ponte, même moment; reconstruction.
42. Le même, vu du côté postérieur.
43. Le même vu par le pôle végétatif. La partie invaginée du quatrième quartette est supposée vue par transparence et indiquée en pointillé.
44. Stade 63, vu par le pôle animal. Même ponte; 7 h. 1/2 du soir; reconstruction.
45. Stade 64, passage à 72, vu du côté postérieur. Les fuseaux læotropiques contenus dans $2a^{21}$-$2d^{21}$ constituent la première violation de la règle d'alternance. Même ponte; 7 h. 1/2 du soir; reconstruction. Pendant les manipulations auxquelles il a été soumis, cet embryon a subi une compression qui l'a déformé de façon notable; les dernières coupes manquent vers la partie supérieure gauche de la figure.
46. Stade 72, passage à 80. Début de l'invagination apicale. Ponte du 20 juin 1901, à 3 heures; reconstruction d'un embryon fixé à 9 heures du soir.
47. Stade 81, passage à 85, vu par le pôle apical. Au lieu de $1d^{112}$, lisez $1c^{112}$. Ponte du 27 juin 1900 à 2 h. 1/2; 8 heures du soir, reconstruction. Embryon présentant quelques anomalies : le sillon polaire situé entre les cellules apicales est oblique en sens inverse par rapport aux normaux. La croisette de quatre cellules née du trochoblaste $1a^2$ est irrégulière.
48. Le même, vu du côté postérieur.

PLANCHE XVI

Fig. 49. Stade 81, vu par le pôle végétatif; même reconstruction que les deux figures précédentes. Par suite d'une anomalie, les macromères *4A* et *4C* sont en contact et écartent l'un de l'autre *4B* et *4D* qui se touchent dans les embryons normaux.
50. Même embryon; macromères et quatrième quartette isolés et vus du côté postérieur, dans la même situation que la figure 48. Un fuseau légèrement dexiotropique annonce la division de *4d*.

FIG. 51. Stade 89, passage à 105 cellules, vu par le pôle animal. Au lieu de $2c^{112}$ lisez $1c^{112}$. Ponte du 27 juin 1900 à 2 h. 1/2; 8 heures du soir, reconstruction,

52. Le même, côté postérieur.
53. Le même, côté droit.
54. Le même, vu par le pôle végétatif; la partie invaginée du quatrième quartette est supposée vue par transparence et figurée en pointillé.
55. Le même; macromères et quatrième quartette isolés, vus du côté postérieur dans la même situation que dans la figure 52. La division de $4d$ selon le plan sagittal de l'embryon, est achevée.
56. Stade 97, passage à 107, vu par le pôle animal. Ponte du 27 juin 1900, à 2 h. 1/2; 9 heures du soir, reconstruction.
57. Le même, côté postérieur.
58. Stade 108, passage à 116, vu par le pôle animal. Ponte du 20 juin 1901, à 3 heures; 10 h. 1/2 du soir, reconstruction.
59. Le même, côté postérieur.
60. Le même, vu par le pôle végétatif. La partie invaginée du quatrième quartette et les fuseaux contenus dans les cellules $4d^1$ et $4d^2$, sont supposés vus par transparence.

PLANCHE XVII

FIG. 61. Stade 118, passage à 139, vu par le pôle animal. Par suite d'un repérage imparfait, les traits discontinus indiquant les cellules $2a^{111}$ et $2a^{2111}$ paraissent trop longs d'un millimètre environ et franchissent l'élément sur lequel ils devraient s'arrêter. La ligne indicatrice de $2c^{1211}$ est au contraire trop courte d'un millimètre environ. Ponte du 20 juin 1901, à 3 heures ; 10 h. 1/2 du soir, reconstruction.

62 Le même vu du côté postérieur.
63. Le même, côté droit. Supposez la ligne indicatrice de $2b^{1211}$ prolongée de deux millimètres vers la gauche.
64. Le même vu par le pôle végétatif. La ligne indicatrice de $2b^{22}$ a été déviée trop à droite. Au-dessous et un peu à gauche de $4D$ se montre la dernière pointe de $4d^{22}$ visible de l'extérieur.
65. Stade 145, passage à 155, vu par le pôle animal. La ligne indicatrice de $2a^{12121}$ a été déviée trop à droite ; celles de $2a^{12111}$ et $2a^{21111}$ sont trop longues d'un millimètre. Ponte du 20 juin 1901 à 3 heures ; 11 heures du soir, reconstruction.
66. Le même, vu du côté postérieur. La ligne indicatrice de $2a^{1221}$ est trop longue d'un millimètre.
67. Le même, côté droit.
68. Le même, pôle végétatif. Au-dessous et un peu à gauche de $4D$ se montre la dernière pointe de $4d^{222}$, visible extérieurement.
69. Blastomères invaginés du même embryon vus par la face postérieure, dans la même situation que dans la figure 66.
70. Les mêmes vus du côté droit, situation de la figure 67.
71. Blastomères invaginés d'un embryon comptant 228 cellules, vus par la face postérieure ; e, petites cellules nées de $4d^{121}$ et $4d^{221}$ ou de $4d^{122}$ et $4d^{222}$. Ponte du 20 juin 1901 à 3 heures; 21 juin 1 heure du matin, reconstruction.
72. Les mêmes, vus du côté droit.

PLANCHE XVIII.

Figures 73 à 77, suite du développement de *Trochus magus* au même grossissement que les figures précédentes ; l'échelle est répétée sous la figure 74.

FIG. 73. Stade de régularisation de la prototroque, vu par la face dorsale ; *v*, cellules du voile s'intriquant pour se disposer en un seul rang. On distingue par transparence les plus gros blastomères invaginés, notamment $4b^1$, qui occupe la région supérieure, au centre du champ du voile. Ponte du 20 juin 1901, 3 heures ; embryon éclairci tout entier, 21 juin, 1 h. 1/2 du matin.

74. Le même vu par le côté droit, avec mise au point au-dessous de l'ectoderme.

75. Stade de 13 heures vu par la face ventrale, au centre de laquelle est le blastopore ; les cellules du voile *v* sont disposées sur une seule rangée. Même ponte ; embryon éclairci tout entier le 21 juin, 4 heures du matin.

76. Le même vu du côté droit ; *v*, voile ; *g. c*, glande coquillière.

77. Stade de 15 heures. Coupe optique coronale, c'est-à-dire perpendiculaire au plan sagittal et au champ du voile ; *v*, cellules du voile ; *mes*. cellules mères du mésoderme à partir desquelles divergent les deux traînées mésodermiques. Même ponte ; 21 juin, 6 heures du matin.

Les figures 78 à 82 se rapportent à *Trochus striatus* et sont dessinées à l'échelle représentée au-dessous de la figure 78.

78. *Trochus striatus*, larve vivante, encore symétrique extérieurement, vue de trois quarts à droite, et observée à Banyuls le 24 mai 1896 à 6 heures du matin ; *v*, voile ; *b*, bouche ; *p*, pied présentant une apparence légèrement bilobée ; *c. p*, cavité palléale ; *m*, partie la plus saillante du manteau ; au-dessous se trouve le premier rudiment de la coquille.

79. Le même animal vivant, vu du côté droit à 9 heures du matin ; la coquille est nettement nautiloïde et exogastrique ; l'animal est encore presque symétrique extérieurement ; *v*, voile ; *p*, pied ; *m*, manteau.

80. Le même vu de trois quarts à gauche, à 10 h. 1/2 du matin. L'animal est nettement asymétrique : le pied semble avoir gagné le côté gauche du corps ; le manteau, *m*, a gardé sa situation contre la partie externe de la coquille.

81. Le même, vu de trois quarts à droite, 2 heures après midi. Le voile *v*, est légèrement bilobé ; à la face inférieure du pied *p*, se voit l'opercule ; la coquille est déjà endogastrique.

82. Même animal, même heure, vu de trois quarts à gauche. La bouche, et l'opercule *op*, sont bien visibles.

83. *Trochus conuloïdes* de 97 heures, vu du côté droit. Ponte du 19 juillet 1900 à 8 heures du matin ; animal vivant, le 23 juillet à 9 heures du matin. Échelle spéciale représentée au bas de la figure ; *t*, tentacules épipodiaux ; *o s*, organes sensoriels.

84. Jeune *Trochus magus* vivant, vu par la face ventrale. Ponte du 24 juin 1898, à 10 heures du matin ; observé le 17 septembre à 5 heures du soir. Échelle spéciale au bas de la figure ; *o. s*, organes sensoriels latéraux : l'antérieur devient le tubercule du pédoncule oculaire droit ; *t*, tentacules épipodiaux.

Planches XIX à XLII

TABLEAU DE LA SEGMENTATION DES PRINCIPAUX TYPES DE MOLLUSQUES ET DE VERS

J'ai cru intéressant de réunir sous cette forme les résumés des principaux travaux effectués sur la segmentation. Les tableaux qui suivent permettront des comparaisons immédiates entre les différents animaux et faciliteront aussi, je l'espère, la lecture des mémoires de mes prédécesseurs, en fournissant directement, dans une nomenclature unique, la traduction de toutes les désignations données par les auteurs dans des systèmes différents. MM. Kofoid et Lillie en 1895, ont publié des résumés analogues des travaux faits avant cette époque, mais avec des nomenclatures moins commodes; je ne crois pas qu'un pareil essai ait été tenté depuis.

Je n'ai pas fait figurer ici les travaux de MM. Whitman et v. Wistinghausen parce que leurs résultats me paraissent encore trop incertains et trop difficiles à faire concorder avec les recherches similaires; j'ai omis aussi le travail de M. Fujita, dont je n'ai pu me procurer le mémoire original. Enfin j'ai supprimé les tableaux que j'aurais pu donner sur *Sternapis*, d'après M. Child, comme faisant presque exactement double emploi avec celui de *Arenicola*, et celui de *Clymenella*, d'après M. Mead, qui aurait répété celui de *Amphitrite*.

Ces tableaux figurent l'interprétation que je propose des résultats obtenus par mes devanciers, quand il m'est arrivé de n'être pas d'accord avec eux. Ils sont établis dans la nomenclature que j'ai adoptée, mais le nom de chaque cellule est accompagné entre parenthèses de la désignation donnée par l'auteur du travail, quand celle-ci est différente. Parfois, pour alléger un peu la fin des séries de divisions, je n'ai conservé que les indications des auteurs, omettant les miennes qu'il est toujours facile de rétablir. J'ai conservé à leur place et dans leur langue originale les noms spéciaux donnés par les auteurs à certains éléments, comme *trochoblastes*, *stomatoblastes*, etc. Les noms entre parenthèses indiquent les organes auxquels les éléments donnent naissance.

Comme dans tous les tableaux similaires, les colonnes verticales indiquent les différents stades ; le nombre de cellules y correspondant est inscrit en tête de chacune d'elles. Les embrasses indiquent les divisions à partir de la gauche, où figure la lettre *O*, qui désigne l'œuf insegmenté.

A l'exemple de M. Treadwell (1901), j'ai indiqué par des signes la taille relative des cellules. Le signe =, placée dans une embrasse, indique que la division est égale ; **Λ**, que la cellule inférieure est la plus volumineuse ; **V**, que c'est la supérieure.

Les lettres grecques placées en avant des embrasses indiquent le sens des divisions : δ, dexiotropique ; — λ, læotropique ; — π, parallèle (ou transversale) ; — ρ, radiale (ou méridienne) ; — π (λ), presque transversale mais légèrement læotropique ; — ρ (δ), presque radiale, mais un peu dexiotropique ; etc. Les lettres grecques soulignées indiquent les divisions inversées qui violent la règle d'alternànce.

Abréviations

Acces. — Accessory.
Apical, apic. — Apical cell.
Basal, bas. — Basal cell.
C. — Cell.
Cer. — Cerebroid ganglion.
Cölotelobl. — Cöloteloblast.
Darm. — Darmzelle.
Dextr. — Dextral.
(*Diagr.*) — Renvoie à un diagramme du texte de l'auteur.
Dist. — Distal.
Enterobl. — Enteroblast.
Entod., Ent. — Entoderm.
(*f.*) — Renvoie à une figure de planche.
Gener., Gén., G. — Génération.
Grow. tip. — Growing tip.
Inn. — Inner.
Intermed. Interm. — Intermediate cell. — Intermediäre.
L. — Left.
Larv. — Larval.
Link. — Linker.
Low. Lower.
Med. — Median.
Mes. — Mesoderm, Mesodermzelle.
Mesentobl. — Mesentoblast.
Mesobl. — Mesoblast.
Middle. — Middle cell.
Muc. gl. — Mucous gland.
Nephrobl. — Nephroblast.
Neurobl. — Neuroblast.
Œsophagobl. — Œsophagoblast.
Out. — Outer.
(p). — Renvoie à une page de l'auteur.
Pädotelobl. — Pädoteloblast.
Polz. d. Kreuzes. — Polzelle des Kreuzes.
Poster. post. — Indique qu'une cellule est rejetée en arrière, malgré sa désignation dans la nomenclature.
Prim. — Primary, primäre.
Proctod. — Protodœum.
Provis. — Provisorischer.
Proxim. — Proximal.
Q. — Quartette.
R. — Right.
Recht. — Rechter.
Scheitelz. — Scheitelzelle.
Second. — Secondary.
Sekund. — Sekundäre.
Sh. g. — Shell gland.
Sin. — Sinistral.
Somat. pl. — Somatic plate.
Stomat. — Stomatoblast.
Stomod. — Stomodœum.
Telobl. — Teloblast.
Term. — Terminal cell.
Trochobl. — Trochoblast.
Unt. — Untere.
Upp. — Upper.
Urectod. — Urectodermzelle.
Urentod. — Urentodermzelle.
Urmesod. 1ter *Ord.* — Urmesodermzelle erster Ordnung.
Urmesod. 2ter *Ord.* — Urmesodermzelle zweiter Ordnung.
Vel. — Velar row.
1. — First, primäre.
1y. — Primary.
2. — Sekundäre.
2d. — Second.
2y. — Secondary.
3d. — Third.

PLANCHE XIX

Segmentation de *Trochus magus* d'après mes recherches.

Les embrasses sans nom de cellules et précédées d'une lettre grecque entre parenthèses indiquent les divisions dont je n'ai pas vu l'achèvement. Un point d'interrogation suivant une lettre grecque marque les divisions dont je n'ai pas vu le fuseau, mais dont l'identification n'est pas douteuse; deux points d'interrogation signalent les divisions sur lesquelles il peut y avoir quelque doute.

PLANCHE XX

Segmentation de *Neritina fluviatilis*, d'après les figures et le texte de M. Bloch-mann. Le renvoi aux figures de l'auteur est indiqué sous le chiffre de chaque stade.

PLANCHE XXI

Segmentation de *Chiton marmoratus*, d'après les figures et le texte de M. Metcalf.

PLANCHE XXII

Segmentation de *Ischnochiton magdalenensis* ; reproduction du tableau donné par M. Heath, avec addition du sens des divisions, de la taille relative des produits, et quelques modifications de détail.

PLANCHE XXIII

Segmentation de *Ilyanassa obsoleta*, d'après les figures et le texte de M. Crampton.

PLANCHE XXIV.

Segmentation de *Crepidula fornicata*, d'après le tableau de M. Conklin ; j'ai ajouté, d'après les descriptions de l'auteur, les divisions qui suivent le stade à 109 cellules et les indications de sens des divisions et de la taille des produits.

PLANCHE XXV.

Segmentation de *Firoloïdes Desmaresti* et de *Pterotrachœa coronata* d'après les figures de H. Fol. Un point d'interrogation indique que je n'ai pu déterminer le sens d'une division.

On remarquera que ces deux tableaux sont inverses l'un de l'autre, *Pterotrachœa* ayant une segmentation renversée, ou sénestre.

PLANCHE XXVI.

Segmentation de *Physa heterostropha* d'après le texte et les figures de M. Crampton.

La segmentation est inversée.

PLANCHE XXVII.

Segmentation de *Physa fontinalis*, d'après la description de M. Wierzejski.

PLANCHE XXVIII.

Segmentation de *Planorbis marginatus*, d'après les figures de M. Rabl.
Segmentation inversée.

PLANCHE XXIX.

Segmentation de *Planorbis trivolvis*, d'après les figures et le texte de M. Holmes. Segmentation inversée.

PLANCHE XXX.

Segmentation de *Limax agrestis*, d'après le tableau de M. Kofoid complété et traduit dans ma nomenclature.

PLANCHE XXXI.

Segmentation de *Limax maximus*. M. Meisenheimer, qui a employé simultanément les nomenclatures de MM. Kofoid et Wilson, a donné deux tableaux résumés de son travail ; je les ai réunis en un seul et y ai ajouté la traduction dans le système que j'emploie et les signes habituels.

PLANCHE XXXII.

Segmentation de *Umbrella mediterranea*, d'après les figures et le texte de M. Heymons.

PLANCHE XXXIII.

Segmentation de *Aplysia limacina*, d'après le texte et les figures de M. Carazzi.

PLANCHE XXXIV.

Segmentation de *Tethys fimbriata* d'après les figures et le texte de M. Viguier. La plupart des renvois aux figures sont indiqués sous les chiffres des différents stades.

PLANCHE XXXV.

Segmentation de *Unio complatana*, d'après le tableau de M. Lillie, traduit et complété.

PLANCHE XXXVI.

Segmentation de *Dreissensia polymorpha*, d'àprès le tableau de M. Meisenheimer, traduit et complété.

PLANCHE XXXVII.

Segmentation de *Nereis limbata*, d'après le tableau de M. Wilson, traduit et complété.

PLANCHE XXXVIII.

Segmentation de *Amphitrite ornata*, d'après les figures et le texte de M. Mead.

PLANCHE XXXIX.

Segmentation de *Capitella capitata*, d'après le tableau de M. Eisig, corrigé, complété et traduit.

PLANCHE XL.

Segmentation de *Arenicola cristata*, d'après les figures et le texte de M. Child.

PLANCHE XLI.

Segmentation de *Podarke obscura*. Ce tableau n'est presque que la copie de celui de M. Treadwell ; j'y ai pourtant introduit quelques modifications de détail.

PLANCHE XLII.

Segmentation de *Discocœlis tigrina*, d'après les figures et le texte de M. Lang.

SECONDE THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Botanique. — LES CHARACÉES.
Géologie. — PLIOCÈNE DE LA MÉDITERRANÉE.

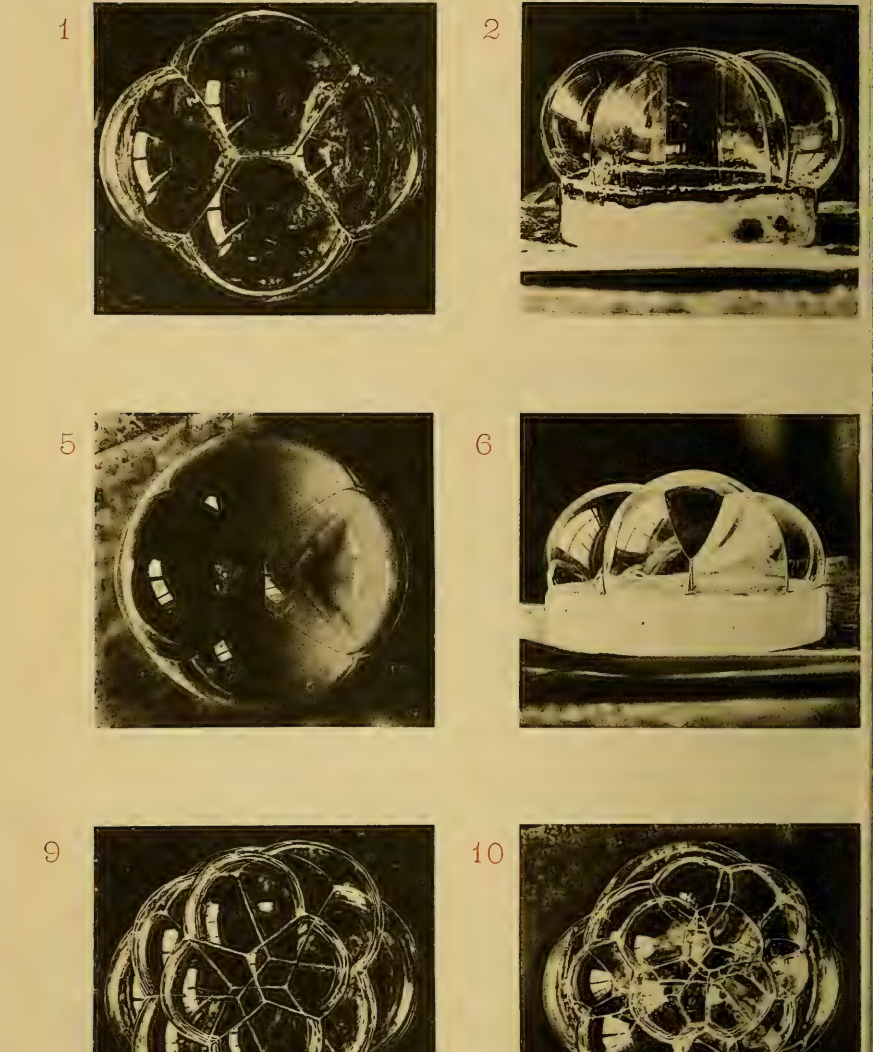
VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 5 Juillet 1902.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,
G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer :
Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,
GRÉARD.

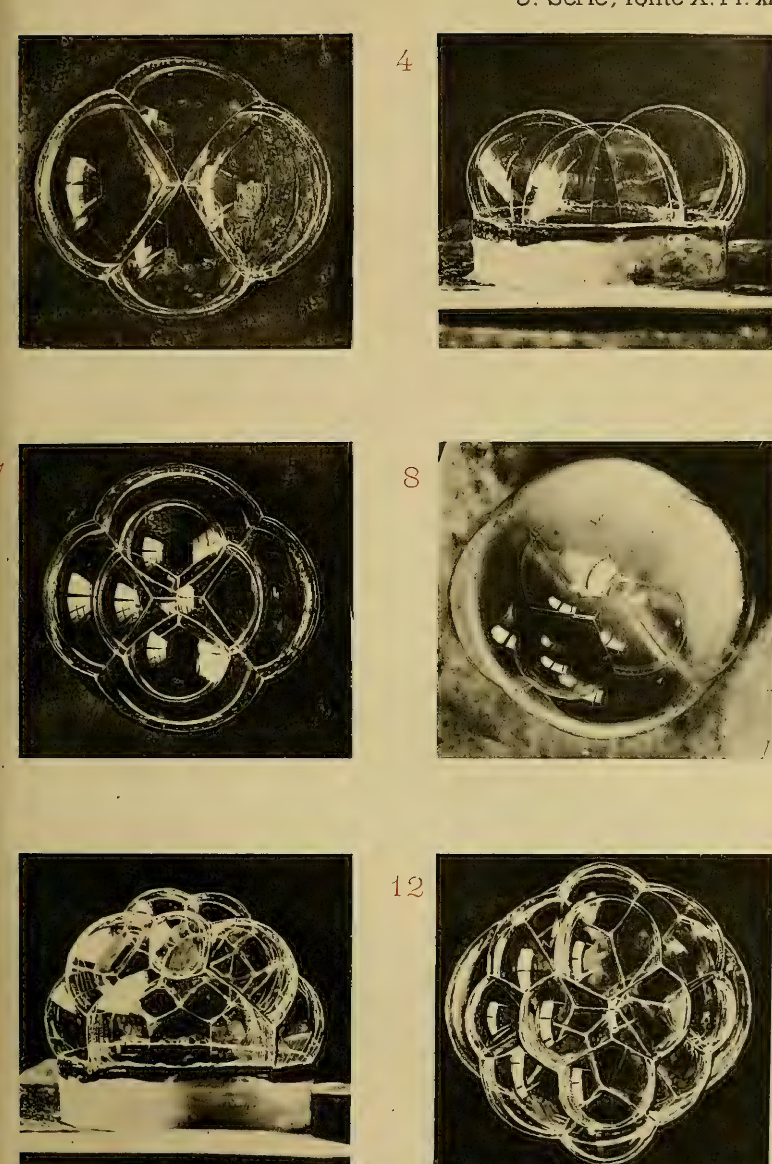
Société Anonyme des Imprimeries Gérardin, Versailles.



A. Robert, Del.

TROCHUS

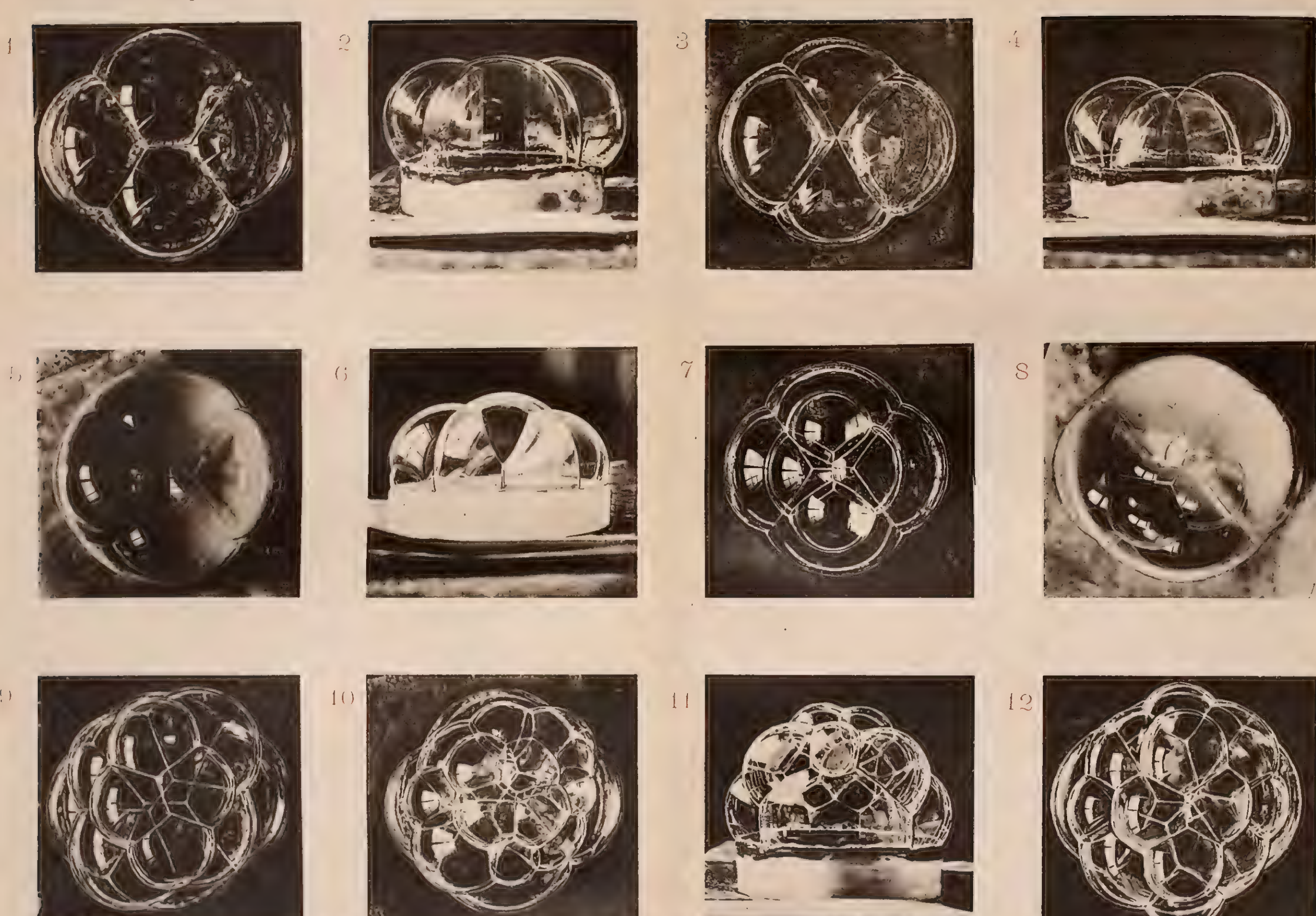
Reproduction Art



IBRYOGÉNIE)

des Stades 4 à 16

Phototypie Le Deley, Paris

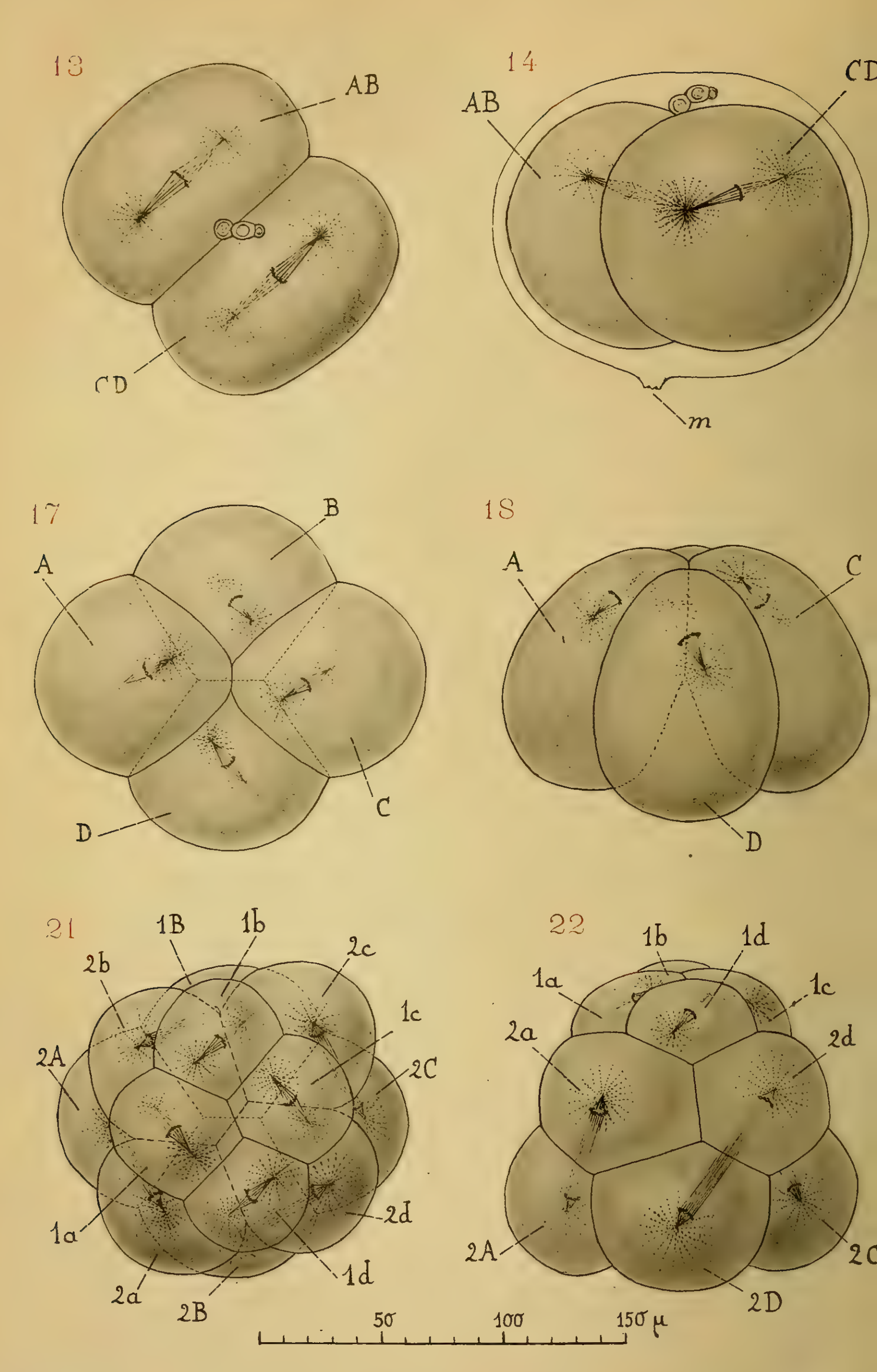


A. Robert, Del.

Phototypie Le Deley, Paris

TROCHUS (EMBRYOGÉNIE)

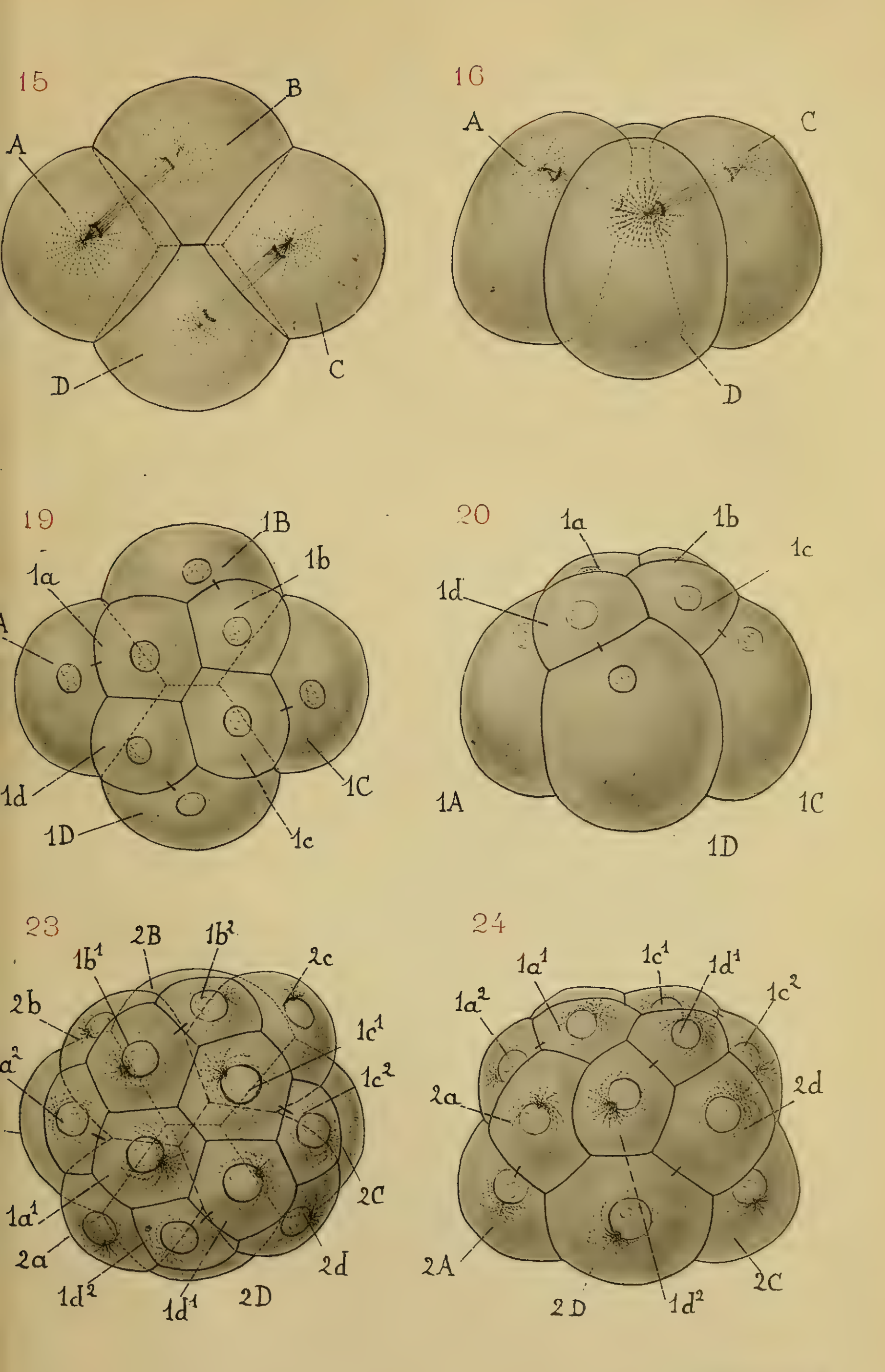
Reproduction Artificielle des Stades 4 à 16



A. Robert, Del.

TROCHUS

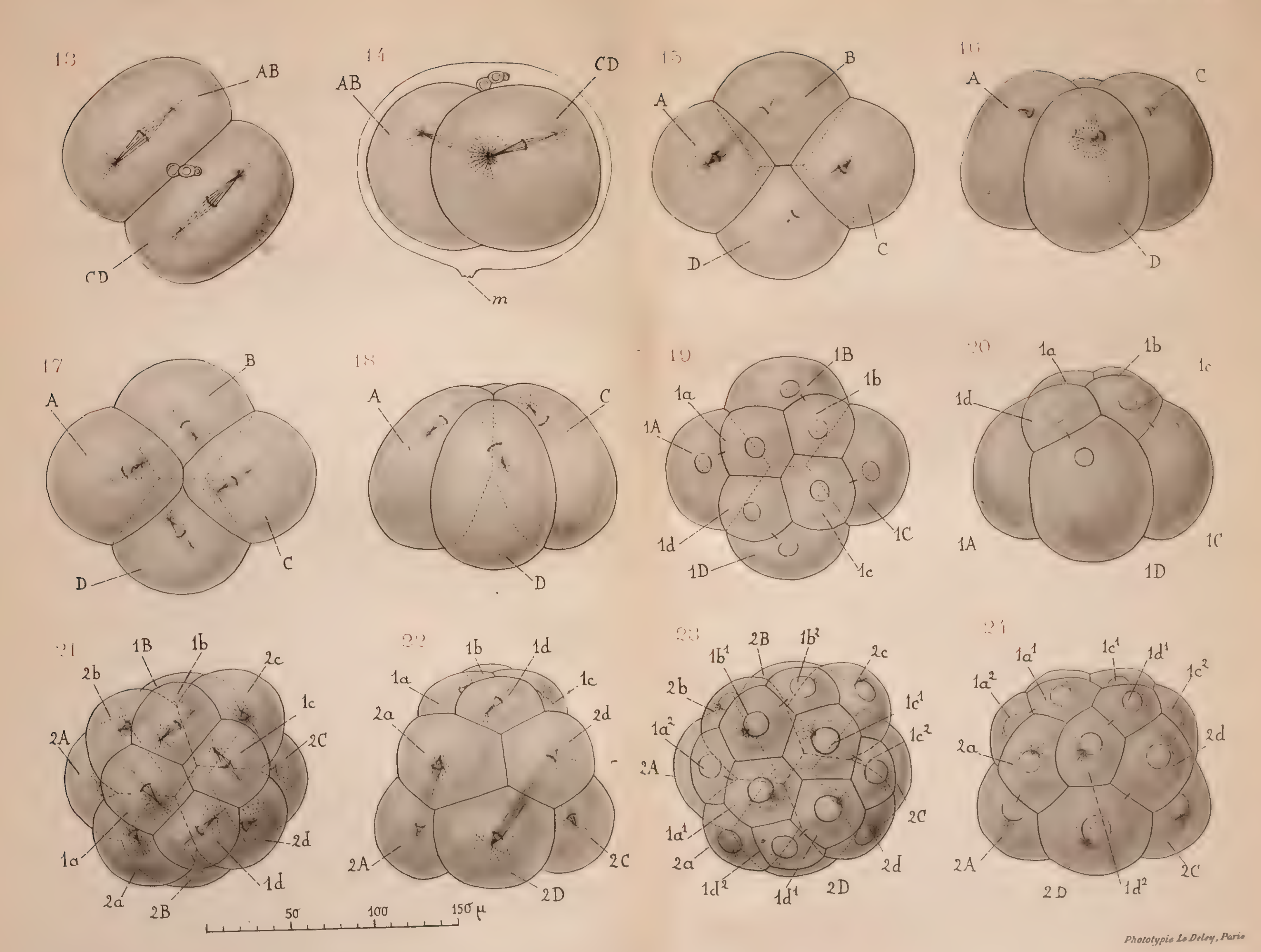
Stade



Phototypie Le Deley, Paris

BRYOGÉNIE)

16

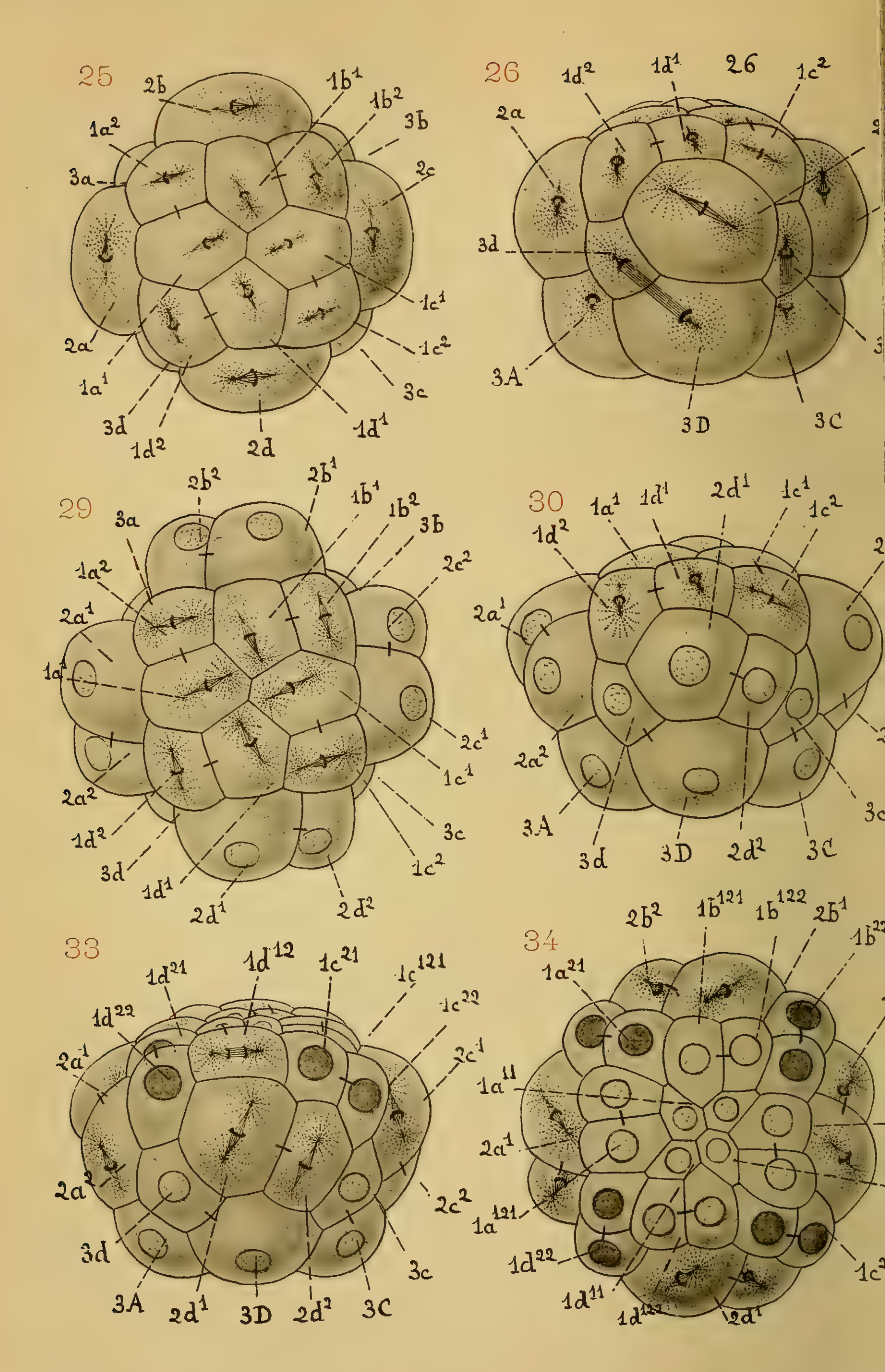


Phototypie Le Deley, Paris

A. Robert Del.

TROCHUS (Embryogénie)

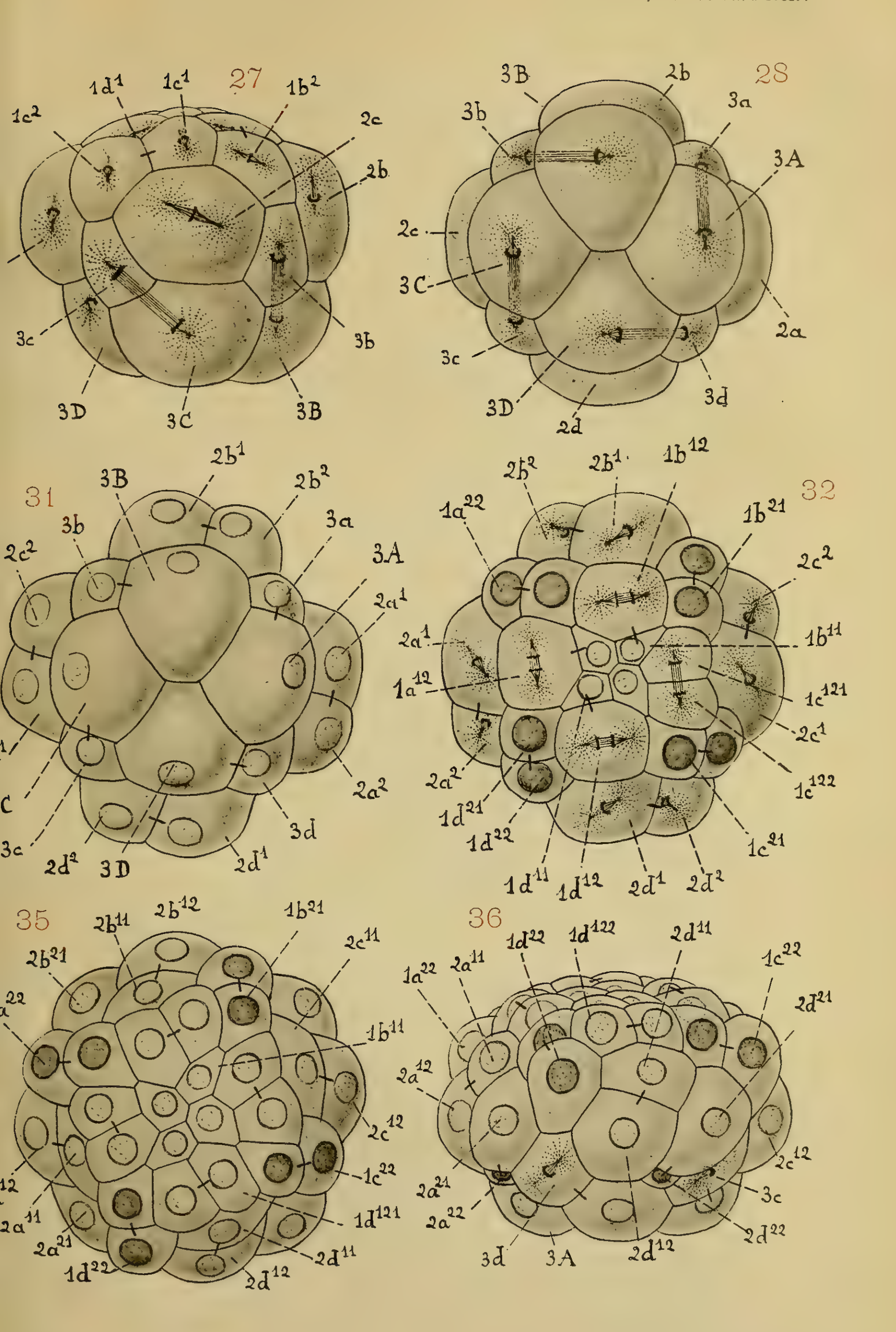
Stades 2 à 16



A. Robert, Del

TROCHUS

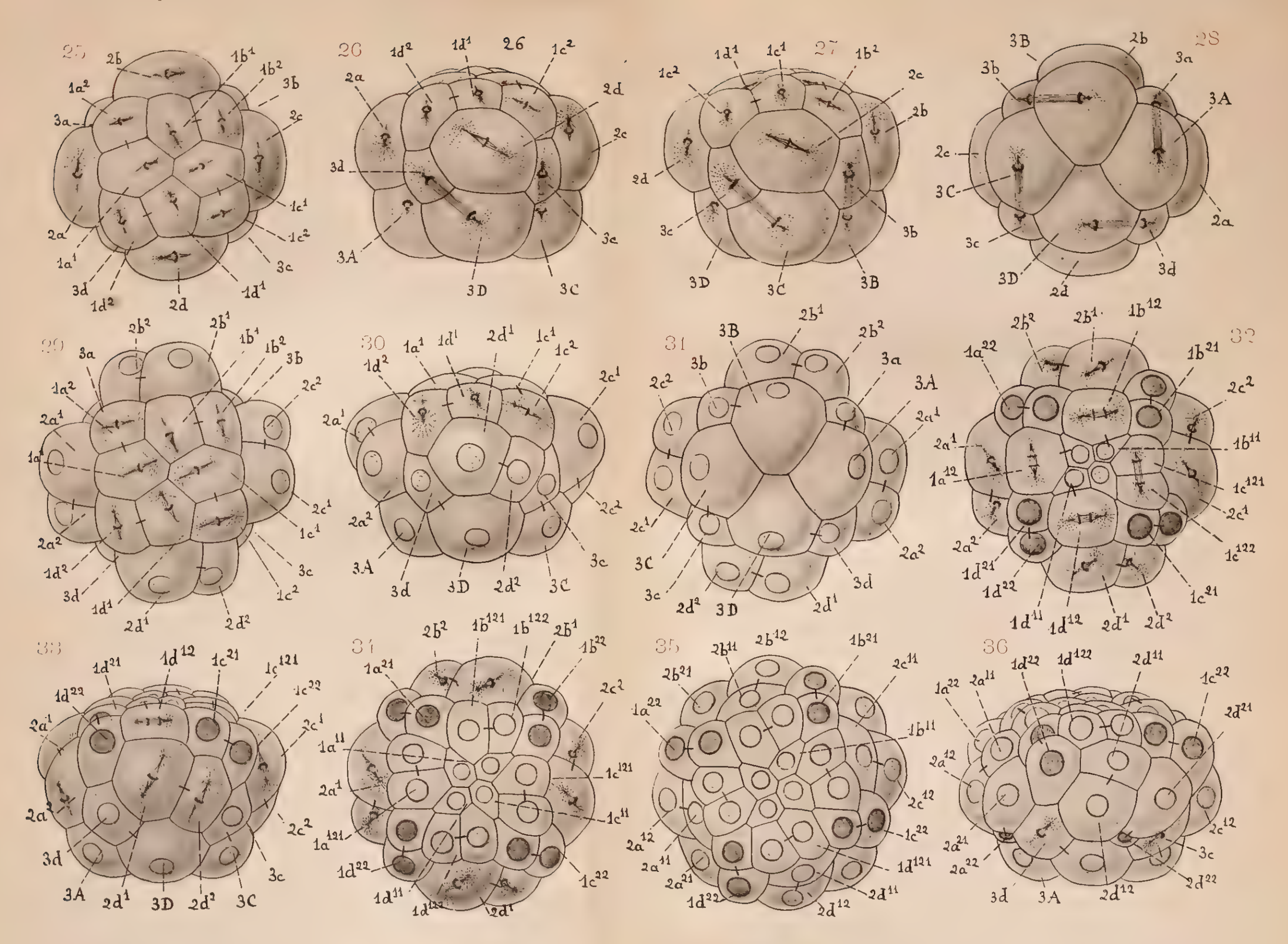
Stad



Phototypie Le Deley, Paris

BRYOGÉNIE)

44

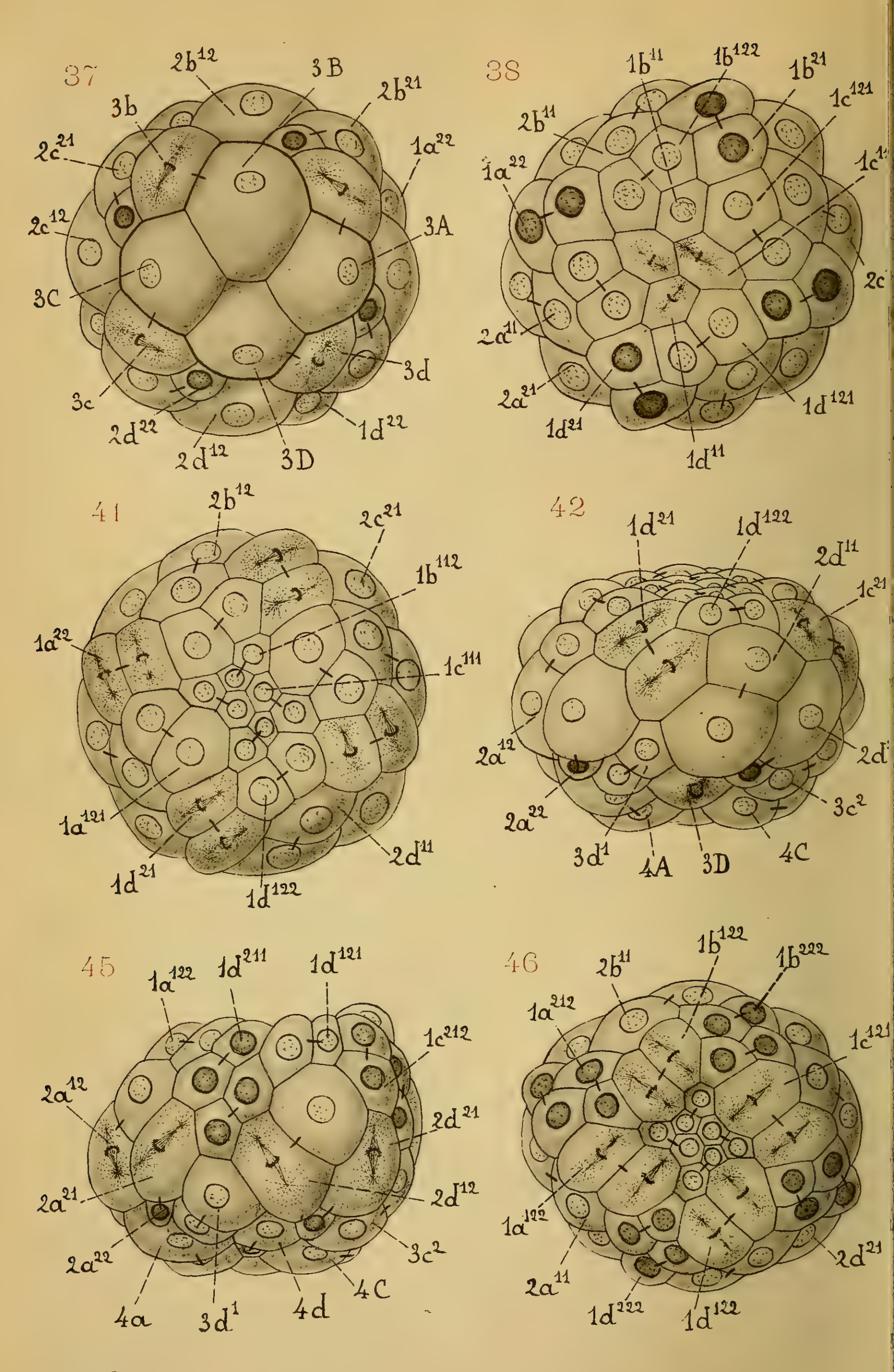


A. Robert, Del

TROCHUS (Embryogénie)

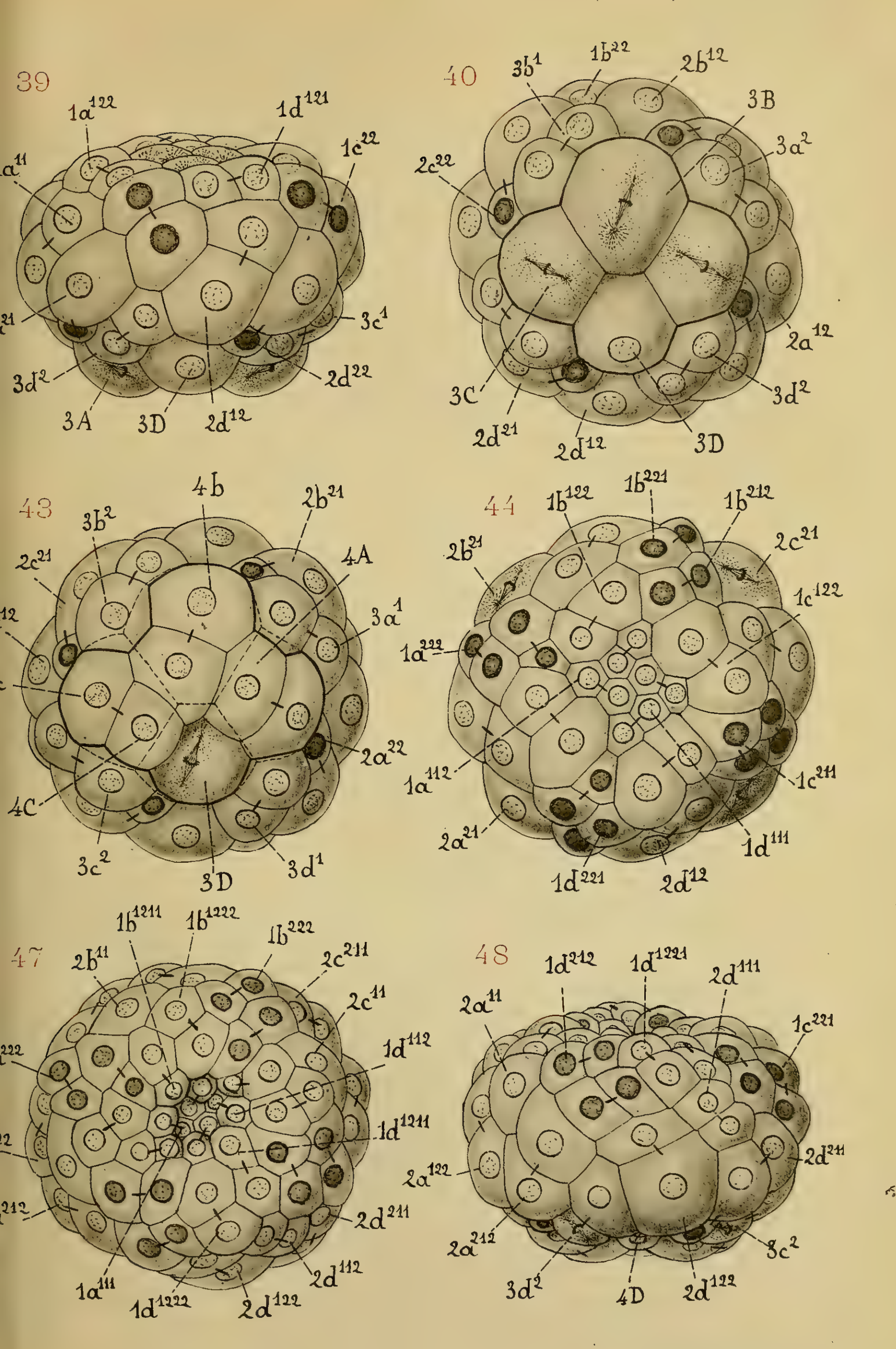
Stades 20 à 44

Phototypie Le Deley, Paris



TROCHUS

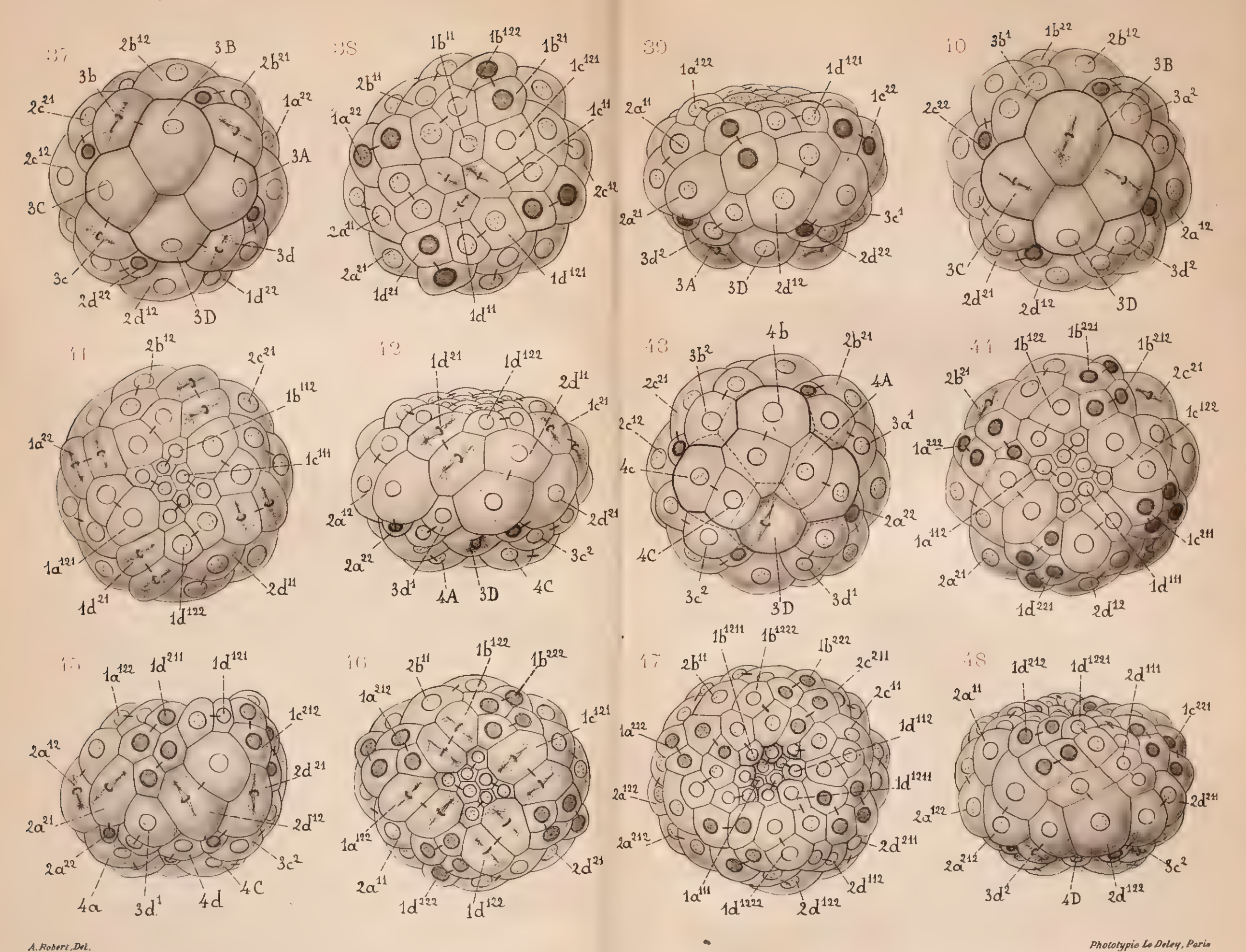
Stades



Phototypie Le Deley, Paris

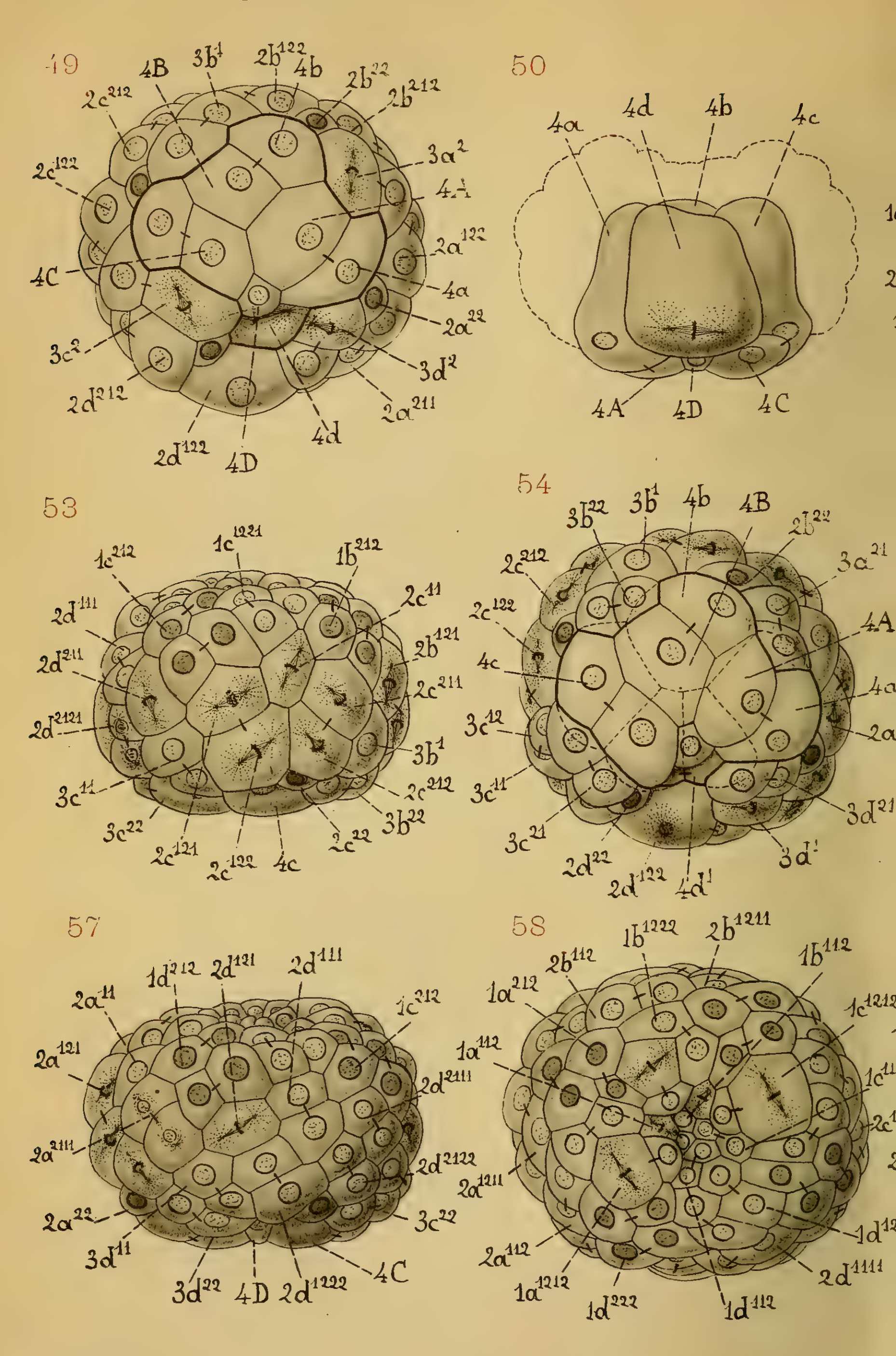
MBRYOGÉNIE)

à 81)



TROCHUS (EMBRYOGÉNIE)

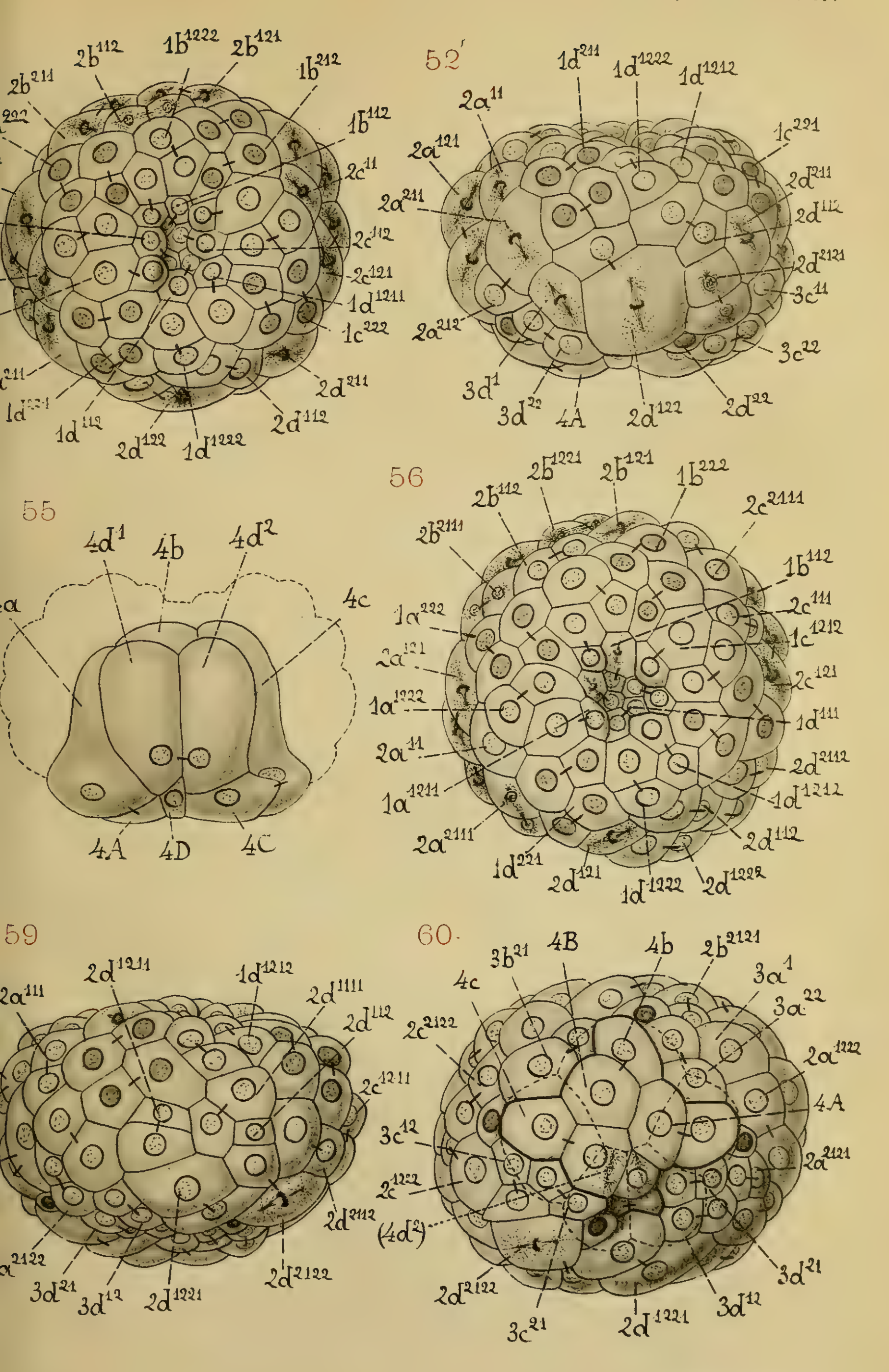
Stádes 44 à 81)



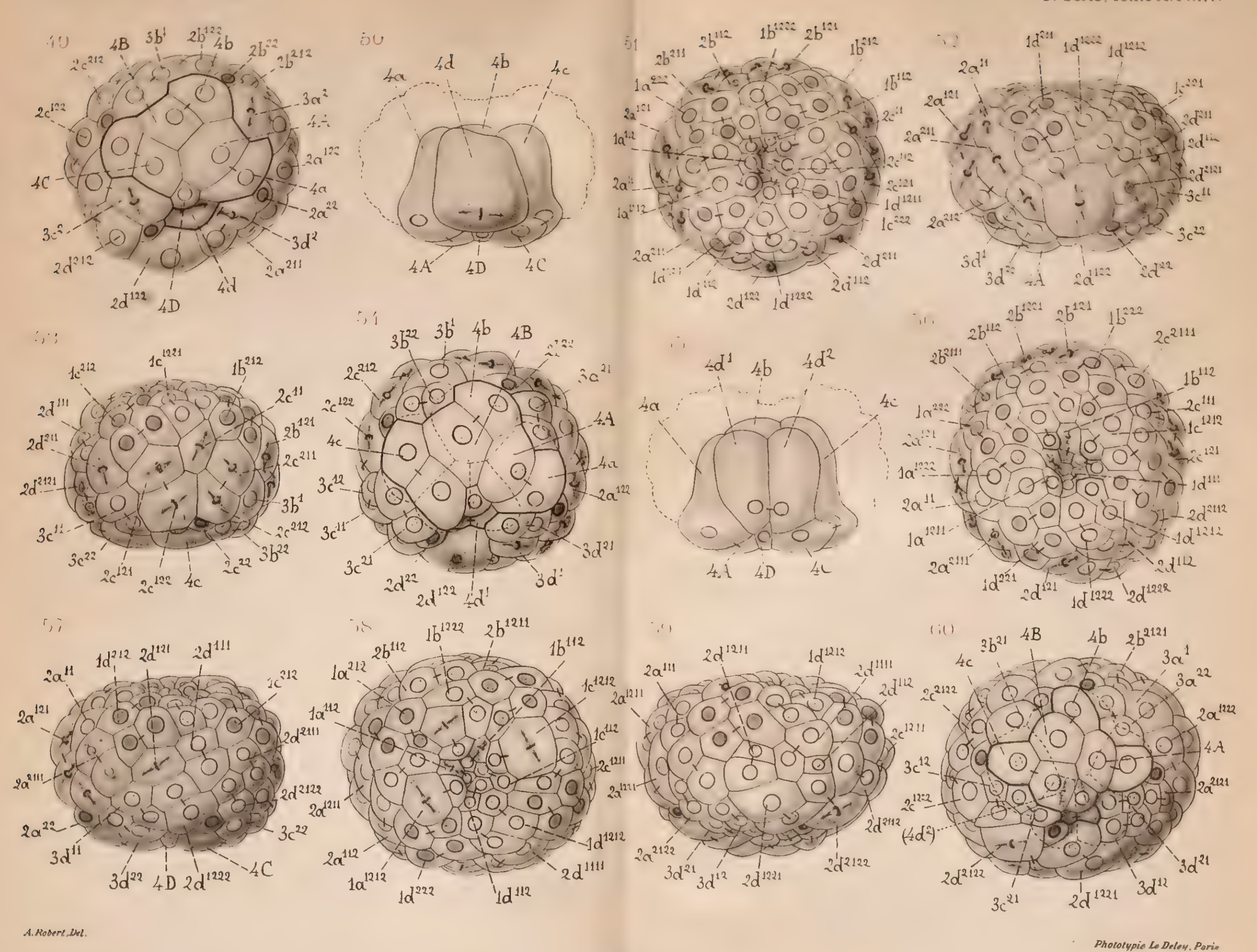
A. Robert, Del.

TROCHUS

Stades



52'
55
56
59
60
$2b^{112}$
$1b^{1222}$
$2b^{121}$
$1b^{212}$
$1b^{112}$
$2c^{11}$
$2c^{112}$
$2c^{121}$
$1d^{1211}$
$1c^{222}$
$2d^{211}$
$2d^{112}$
$1d^{1222}$
$2d^{122}$
$1d^{112}$
$2a^{11}$
$1d^{211}$
$1d^{1222}$
$1d^{1212}$
$1c^{221}$
$2a^{121}$
$2a^{211}$
$2d^{211}$
$2d^{112}$
$2d^{2121}$
$3c^{11}$
$2a^{212}$
$3c^{22}$
$3d^{1}$
$3d^{22}$
4A
$2d^{122}$
$2d^{22}$
$4d^{1}$
4b
$4d^{2}$
4c
4A
4D
4C
$2b^{1221}$
$2b^{121}$
$1b^{222}$
$2b^{112}$
$2b^{2111}$
$2c^{2111}$
$1b^{112}$
$1a^{222}$
$2c^{111}$
$1c^{1212}$
$2a^{121}$
$2c^{121}$
$1a^{1222}$
$1d^{111}$
$2a^{11}$
$2d^{2112}$
$1a^{1211}$
$1d^{1212}$
$2a^{2111}$
$2d^{112}$
$1d^{221}$
$2d^{121}$
$1d^{1222}$
$2d^{1222}$
$2a^{111}$
$2d^{1211}$
$1d^{1212}$
$2d^{1111}$
$2d^{112}$
$2c^{1211}$
$2d^{2112}$
$2d^{2122}$
$3d^{21}$
$3d^{12}$
$2d^{1221}$
$3b^{21}$
4B
4b
$2b^{2121}$
4c
$3a^{1}$
$3a^{22}$
$2c^{2122}$
$2a^{1222}$
4A
$3c^{12}$
$2a^{2121}$
$2c^{1222}$
$(4d^{2})$
$3d^{21}$
$2d^{2122}$
$3c^{21}$
$2d^{1221}$
$3d^{12}$

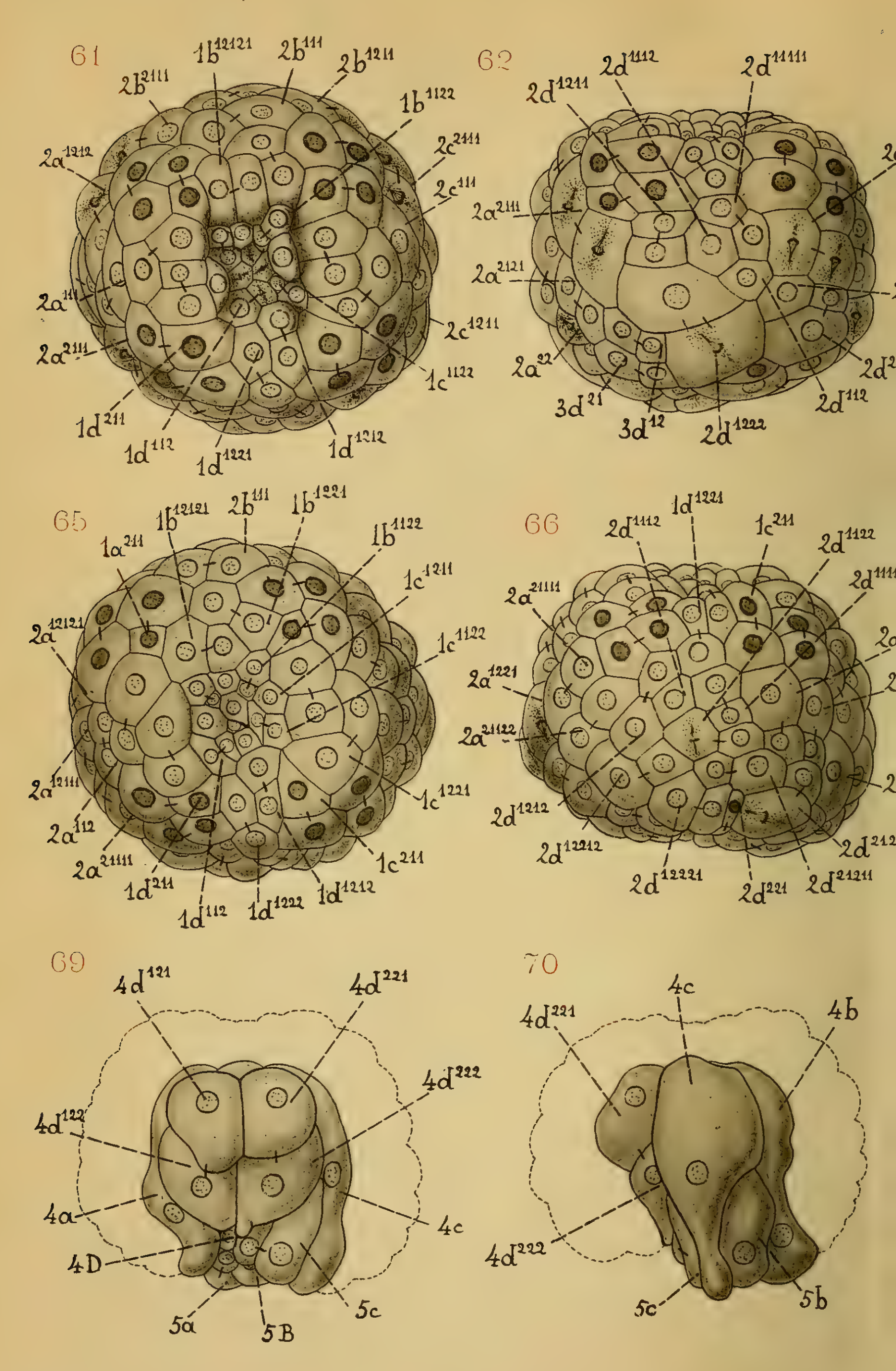


A. Robert, Del.

Phototypie Le Deley, Paris

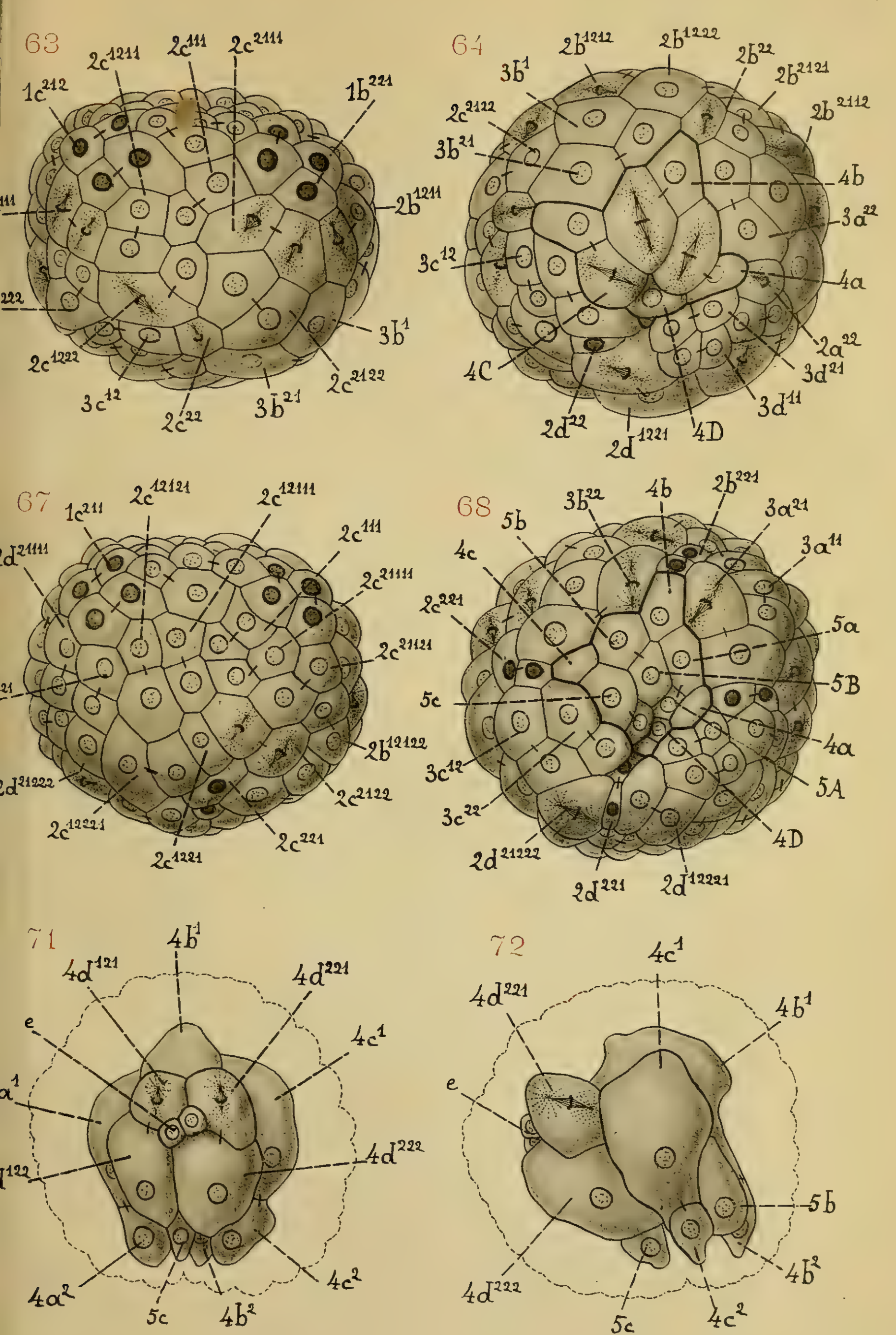
TROCHUS (EMBRYOGÉNIE)

Stades 81 à 108)



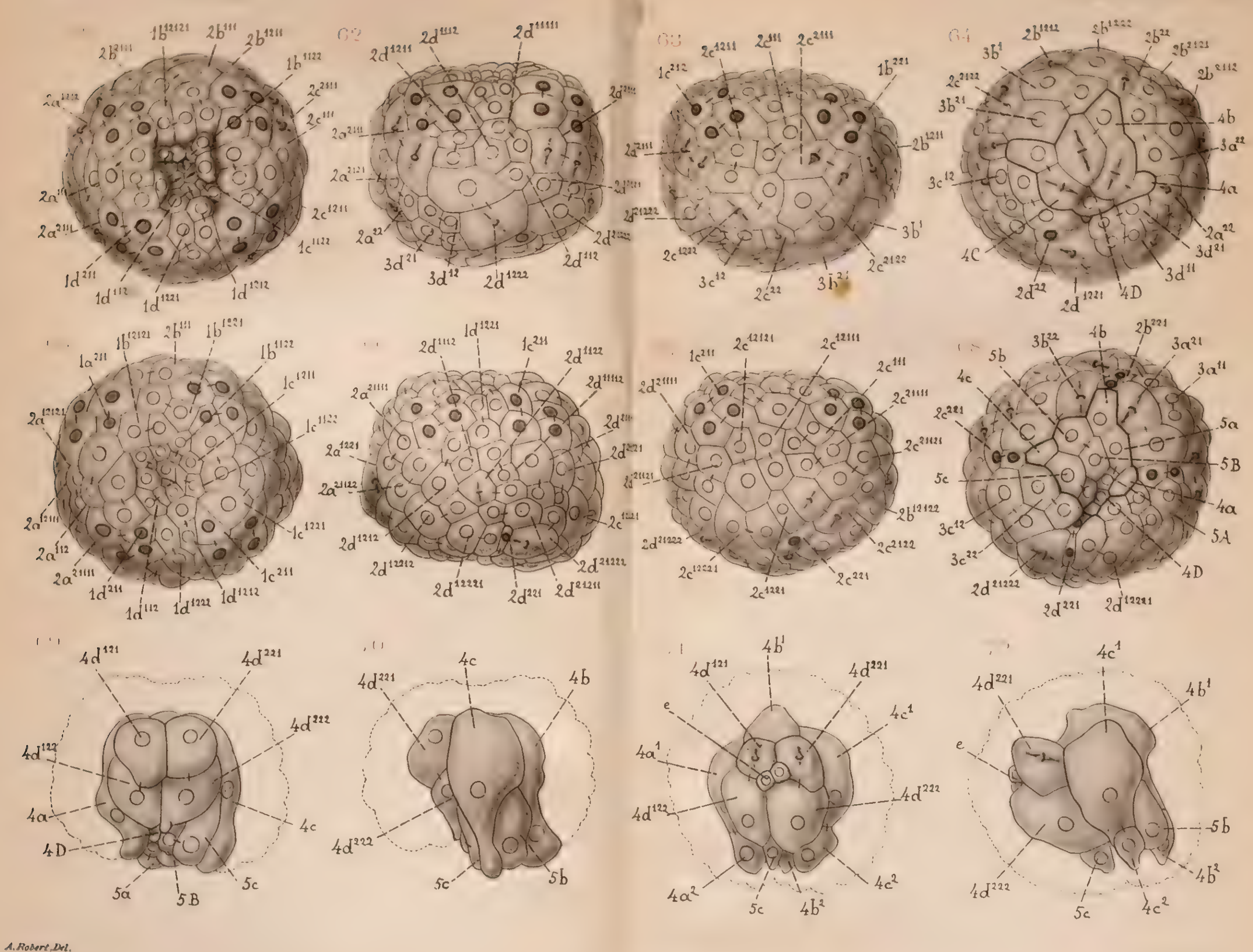
A. Robert, Del.

TROCHUS
Stades



Phototypie Le Deley, Paris

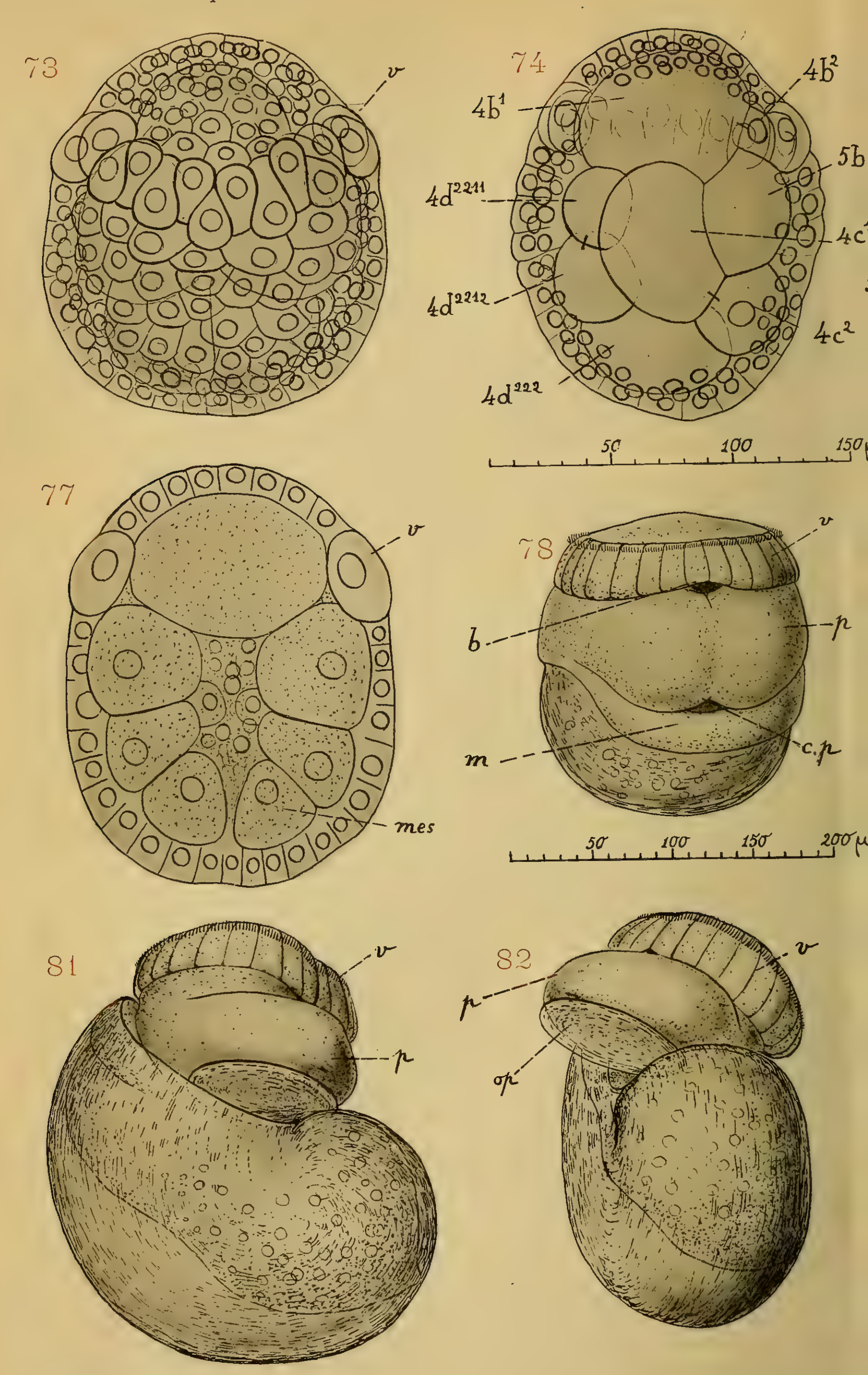
BRYOGÉNIE)
228)



A. Robert Del.

Phototypie Le Deley, Paris

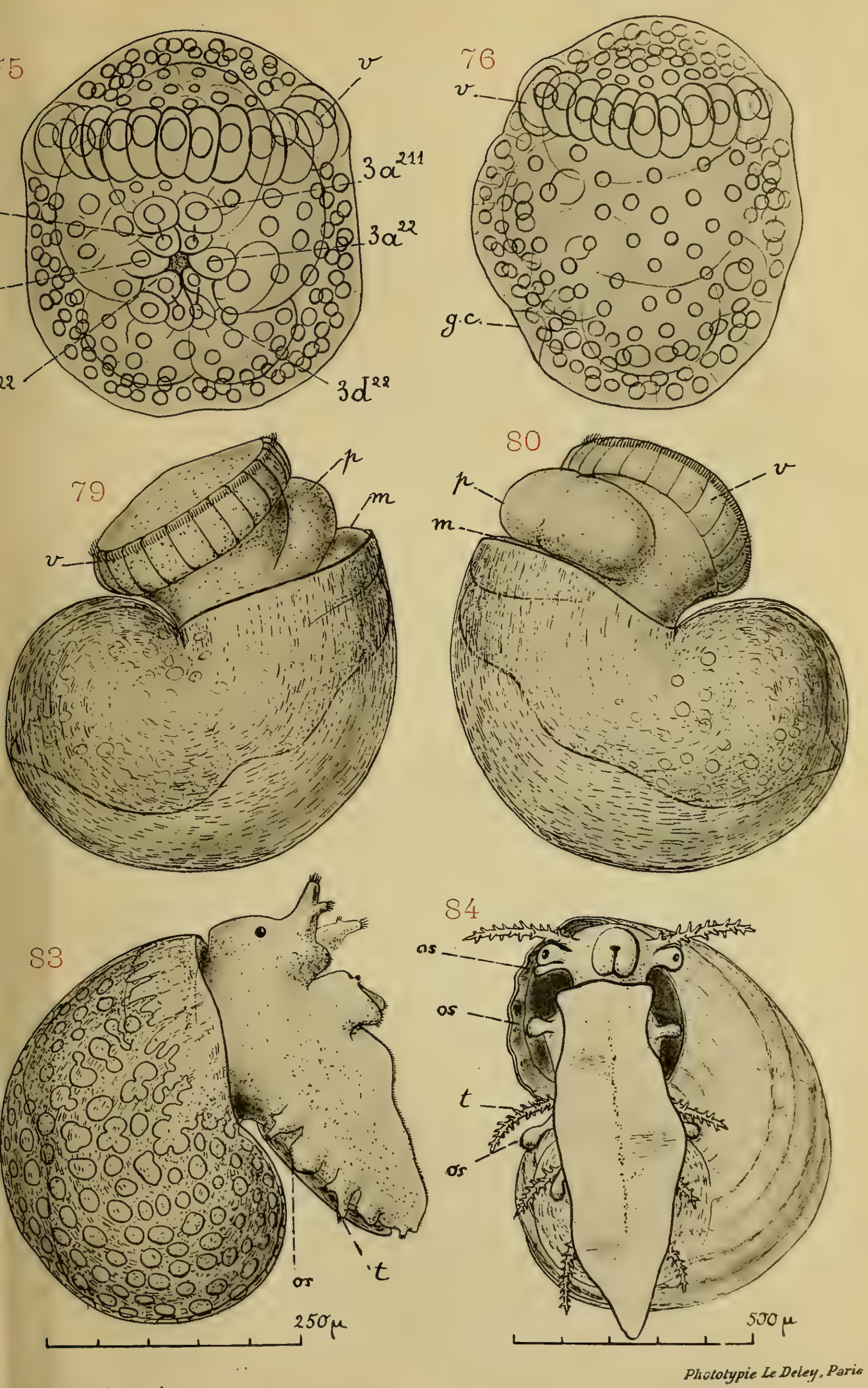
TROCHUS (EMBRYOGÉNIE)
Stades 118 à 228)



A. Robert, Del.

TROCHU

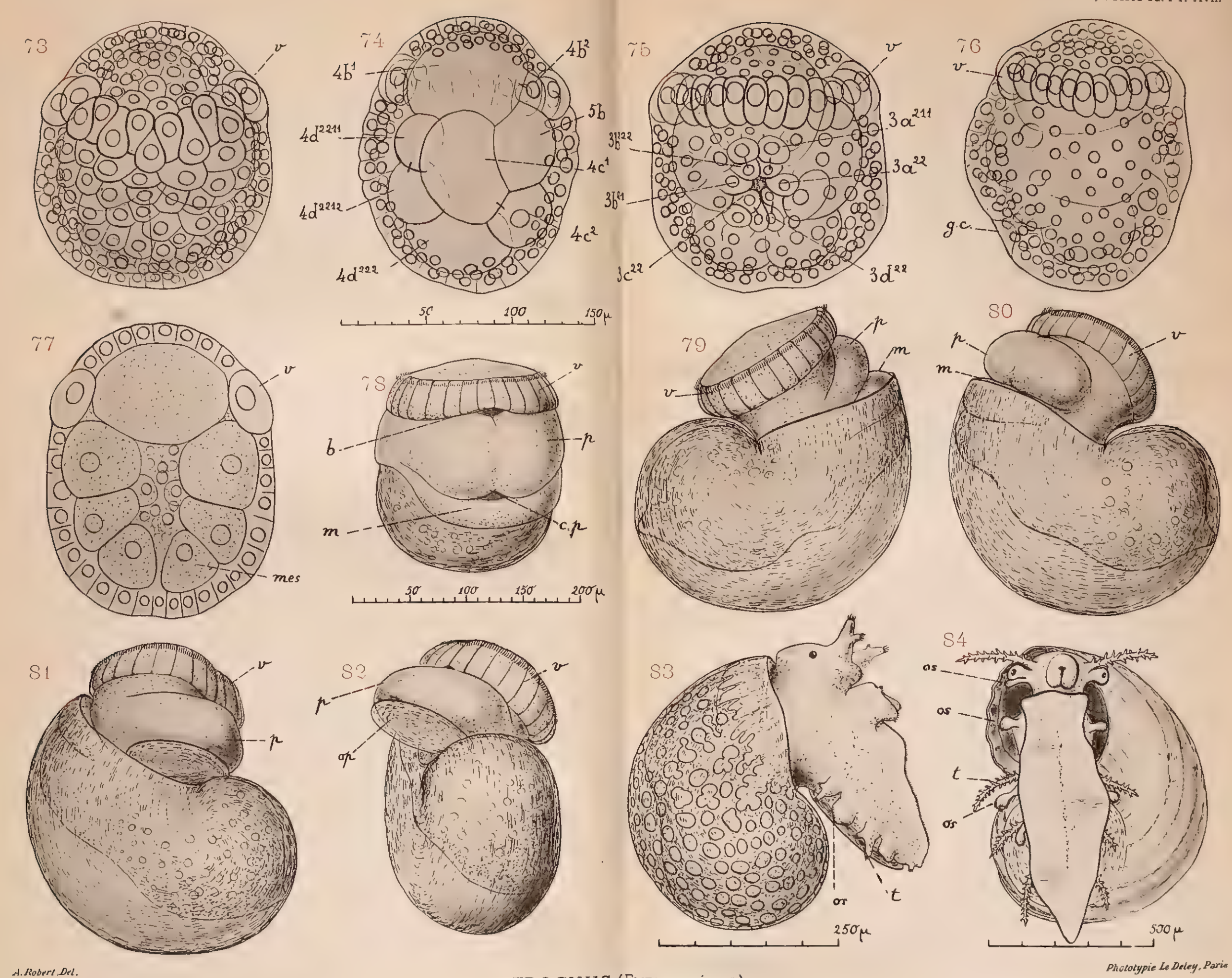
(Fin du



Phototypie Le Deley, Paris

Embryogénie)

eloppement)



A. Robert Del.

Phototypie Le Deley, Paris

TROCHUS (EMBRYOGÉNIE)

(Fin du développement)

72 | 84 | 89 | 97 | 108 | 118 | 145

$1\alpha^{1121}$ = $1\alpha^{1122}$

$1\alpha^{1211}$ ∧ $1\alpha^{1212}$ π (λ)

$1\alpha^{12121}$ = $1\alpha^{12122}$

$1\alpha^{1221}$ = $1\alpha^{1222}$

$2\alpha^{111}$ (voile) = $2\alpha^{112}$ (voile)

^{121} λ — $2\alpha^{1211}$ δ (?) = $2\alpha^{1212}$ δ

$2\alpha^{12111}$ (voile) = $2\alpha^{12112}$

$2\alpha^{12121}$ = $2\alpha^{12122}$

^{22} λ — $2\alpha^{1221}$ (δ) = $2\alpha^{1222}$ (δ)

^{211} δ — $2\alpha^{2111}$ λ = $2\alpha^{2112}$ λ

$2\alpha^{21111}$ = $2\alpha^{21112}$

$2\alpha^{21121}$ = $2\alpha^{21122}$

^{212} δ — $2\alpha^{2121}$

= $1d^{1222}$

$2d^{111}$ — λ — (??) ∨ $2d^{112}$ π (λ) (??)

$2d^{1111}$ δ (??) ∨ $2d^{1112}$

$2d^{11111}$ = $2d^{11112}$

$2d^{1121}$ = $2d^{1122}$ (δ) (ς)

^{21} — λ — $2d^{1211}$ = $2d^{1212}$

^{22} — δ — $2d^{1221}$ — λ — (??) = $2d^{1222}$ — δ

$2d^{12211}$ ∧ $2d^{12212}$

$2d^{12221}$ = $2d^{12222}$

^{211} — δ — $2d^{2111}$ — λ = $2d^{2112}$ — λ

$2d^{21111}$ ∨ $2d^{21112}$

$2d^{21121}$ ∨ $2d^{21122}$

^{2} — δ — $2d^{2121}$ — π (λ) (??) ∧ $2d^{2122}$ — λ

$2d^{21211}$ = $2d^{21212}$

$2d^{21221}$ ∧ $2d^{21222}$ (δ)

$2d^{221}$ ∨ $2d^{222}$

$3d^{11}$ = $3d^{12}$

$3d^{21}$ = $3d^{22}$

(δ) — $4d^{1}$ = $4d^{2}$

$4d^{11}$ ∧ $4d^{12}$

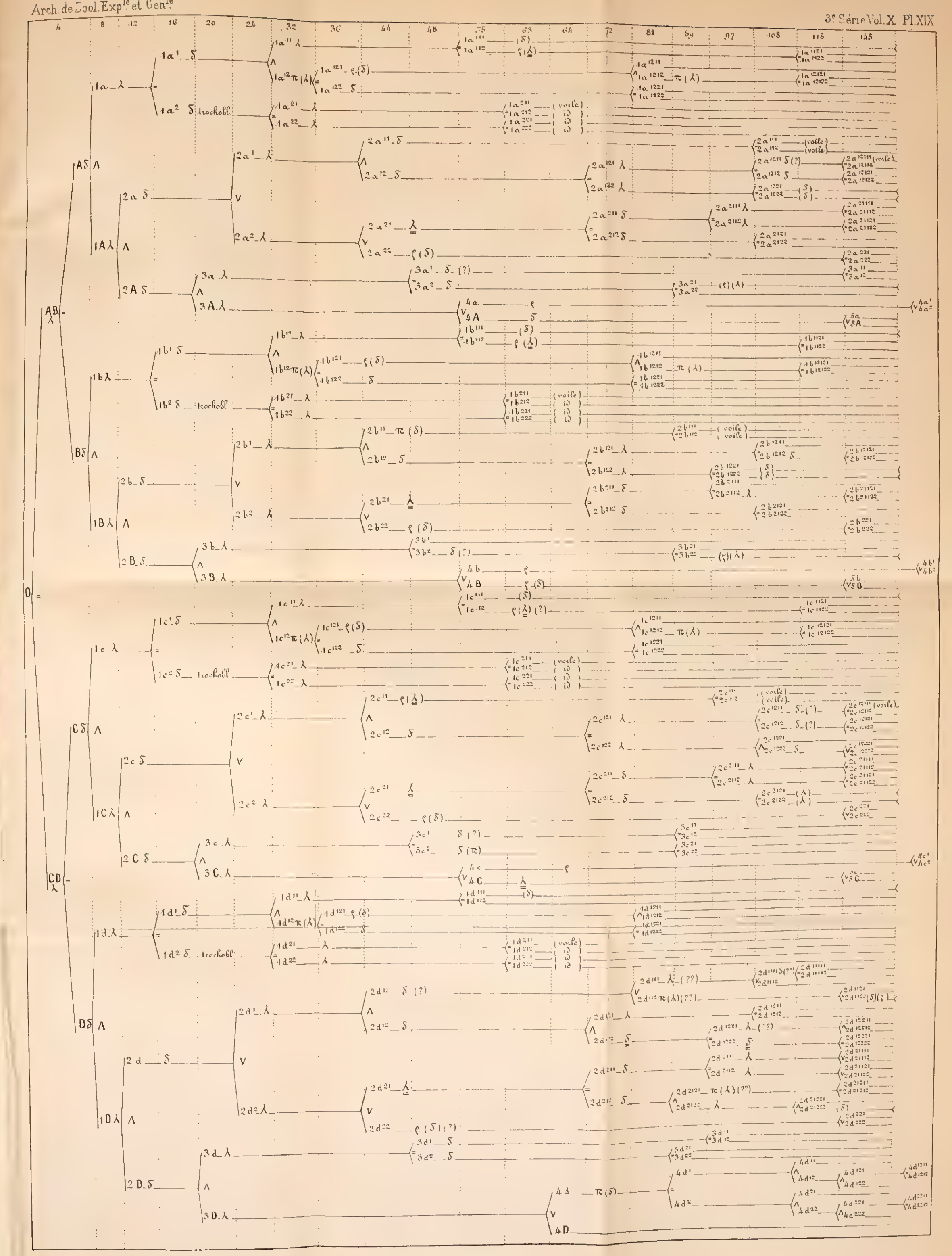
$4d^{121}$ ∧ $4d^{122}$

$4d^{1211}$ = $4d^{1212}$

$4d^{21}$ ∧ $4d^{22}$

$4d^{221}$ ∧ $4d^{222}$

$4d^{2211}$ = $4d^{2212}$



TROCHUS MAGUS L.

4	8 (f. 43)	12 (f. 44)	16 (f. 46)	24 (f. 48-49)	28 (f. 50)	41 (f. 51-52)	49 (f. 53-54)	64 (f. 56-58)

AB = ; A(b) δ ∧ ; 1A(b) λ ∧ ; 1a(b₁) — λ — 1a¹(b₁) — δ — 1a¹¹(b₁), 1a¹²(a″₂) — ρ (δ) — 1a¹²¹(a″₂), 1a¹²²(a″₂); 1a²(b′₁)

2a(b₂) — δ — 2a¹(a′₂) — λ — 2a¹¹(vz) Urvelarzelle; 2a¹²(a′₂) — ρ (δ) — 2a¹²¹, 2a¹²²; 2a²(b₃) — λ — 2a²¹(b₃) — ρ (λ) — 2a²¹¹, 2a²¹²; 2a²²(b′₃)

2A(b) — δ — 3a(a₂) — ρ — 3a¹(a₂) — δ — 3a¹¹, 3a¹²; 3a²(a^IV₂); 3A(b) — ρ(λ) — 4a(b), 4A(en_b)

B(a) δ ∧ ; 1B(a) λ ∧ ; 1b(a₁) — λ — 1b¹(a₁) — δ — 1b¹¹(a₁), 1b¹²(d″₂) — ρ (δ) — 1b¹²¹(d″₂), 1b¹²²(d″₂); 1b²(a′₁)

2b(a₂) — δ — 2b¹(d′₂) — λ — 2b¹¹(d‴₂); 2b¹²(d′₂) — ρ (δ) — 2b¹²¹, 2b¹²²; 2b²(a₃) — λ — 2b²¹(a₃) — ρ (λ) — 2b²¹¹, 2b²¹²; 2b²²(a′₃)

2B(a) — δ — 3b(d₂) — ρ — 3b¹(d₂) — λ — 3b¹¹, 3b¹²; 3b²(d^IV₂); 3B(a) — λ — 4b(a)? — 4a¹(a), 4a²(en d_a); 4B(en_d)

CD = ; C(d) δ ∧ ; 1C(d) λ ∧ ; 1c(d₁) — λ — 1c¹(d₁) — δ — 1c¹¹(d₁), 1c¹²(c″₂) — ρ — 1c¹²¹(c′₂), 1c¹²²(c′₂); 1c²(d′₁)

2c(d₂) — δ — 2c¹(c′₂) — λ — 2c¹¹(vz₁) Urvelarzelle; 2c¹²(c′₂) — ρ (δ) — 2c¹²¹, 2c¹²²; 2c²(d₃) — λ — 2c²¹(d₃) — ρ (λ) — 2c²¹¹, 2c²¹²; 2c²²(d′₃)

2C(d) — δ — 3c(c₂) — ρ — 3c¹(c₂) — δ — 3c¹¹, 3c¹²; 3c²(c^IV₂); 3C(d) — λ — 4c(d)? — 4c¹(d), 4c²(en d_a); 4C(en_x)

D(c) δ ∧ ; 1D(c) λ ∧ ; 1d(c₁) — λ — 1d¹(c₁) — δ — 1d¹¹(c₁), 1d¹²(b″₂) — ρ — 1d¹²¹(b″₂), 1d¹²²(b″₂); 1d²(c′₁)

2d(c₂) — δ — 2d¹(b′₂) — λ — 2d¹¹(b‴₂) — ρ — 2d¹¹¹, 2d¹¹²; 2d¹²(b′₂) — ρ (δ) — 2d¹²¹, 2d¹²²; 2d²(c₃) — λ — 2d²¹(c₃) — ρ (λ) — 2d²¹¹, 2d²¹²; 2d²²(c′₃)

2D(c) — δ — 3d(b₂) — ρ — 3d¹(b₂) — λ — 3d¹¹, 3d¹²; 3d²(b^IV₂); 3D(c) — ρ — 4d(M) π — 4d¹(m¹), 4d²(m²); 4D(c)

NERITINA FLUVIATILIS *Müll.* (*BLOCHMANN 1882*)

4 | 8 | 16 | 24 | 32 | 36 | 40

O =

AB(?) =

A(?) Λ

$1a(A)\,\delta(?)$ V

$1a^1(A)\,\delta$ Λ

$1a^{11}(\alpha^2)$ — λ (f. 21–23) — Λ $1a^{111}(\alpha 7)$ / $1a^{112}(\alpha^6)$

$1a^{12}(A)$ — ϱ (f. 21) — Λ $1a^{121}(\alpha^5)$ / $1a^{122}(A)$

$1a^2(\alpha^1)\,\delta$ (?) (f. 14) — $1a^{21}(\alpha^3)$ / = $1a^{22}(\nu^4)$

$2a(\nu^1)\,\delta(?)$ (f. 14) — $2a^1(\alpha^4)$ / = $2a^2(\nu^3)$

$1A(V)\,\lambda$ Λ

$3a(V)$ — ϱ (f. 23) — $3a^1(V)\pi$ (f. 28) $3a^{11}(\nu^8)$ / = $3a^{12}(\nu^9)$; = $3a^2(\nu^7)\,\pi$ (f. 28) — $3a^{21}$ / = $3a^{22}$

$2A(V)\,\delta$ V

$3A(\nu^2)$ — λ — $4a(\nu^5)$ ("?" f. 26) / V $4A(\nu^6)$

B(?) Λ

$1b(A)\,\delta(?)$ V

$1b^1(A)\,\delta$ Λ

$1b^{11}(\alpha^2)$ — λ — Λ $1b^{111}(\alpha 7)$ / $1b^{112}(\alpha^6)$

$1b^{12}(A)$ — ϱ — Λ $1b^{121}(\alpha^5)$ / $1b^{122}(A)$

$1b^2(\alpha^1)$ — δ (?) — $1b^{21}(\alpha^3)$ / = $1b^{22}(\nu^4)$

$2b(\nu^1)$ — δ (?) — $2b^1(\alpha^4)$ / $2b^2(\nu^3)$

$1B(V)\,\lambda$ Λ

$3b(V)$ — ϱ — $3b^1(V)\pi$ $3b^{11}(\nu^8)$ / = $3b^{12}(\nu^9)$; = $3b^2(\nu^7)\pi$ — $3b^{21}$ / = $3b^{22}$

$2B(V)\,\delta$ V

$3B(\nu^2)$ — λ — $4b(\nu^5)$ ("?" f. 26) / V $4B(\nu^6)$

CD(?) =

C(?) Λ

$1c(A)\,\delta(?)$ V

$1c^1(A)\,\delta$ Λ

$1c^{11}(\alpha^2)$ — λ — Λ $1c^{111}(\alpha 7)$ / $1c^{112}(\alpha^6)$

$1c^{12}(A)$ — ϱ — Λ $1c^{121}(\alpha^5)$ / $1c^{122}(A)$

$1c^2(\alpha^1)$ — δ (?) — $1c^{21}(\alpha^3)$ / = $1c^{22}(\nu^4)$

$2c(\nu^1)$ — δ (?) — $2c^1(\alpha^4)$ / = $2c^2(\nu^3)$

$1C(V)\,\lambda$ Λ

$3c(V)$ — ϱ — $3c^1(V)\pi$ $3c^{11}(\nu^8)$ / = $3c^{12}(\nu^9)$; = $3c^2(\nu^7)\,\pi$ — $3c^{21}$ / = $3c^{22}$

$2C(V)\,\delta$ V

$3C(\nu^2)$ — λ — $4c(\nu^5)$ ("?" f. 26) / V $4C(\nu^6)$

D(?) Λ

$1d(A)\,\delta(?)$ V

$1d^1(A)\,\delta$ Λ

$1d^{11}(\alpha^2)$ — λ — Λ $1d^{111}(\alpha 7)$ / $1d^{112}(\alpha^6)$

$1d^{12}(A)$ — ϱ — Λ $1d^{121}(\alpha^5)$ / $1d122(A)$

$1d^2(\alpha^1)$ — δ (?) — $1d^{21}(\alpha^3)$ / = $1d^{22}(\nu^4)$

$2d(\nu^1)$ — δ (?) — $2d^1(\alpha^4)$ / = $2d^2(\nu^3)$

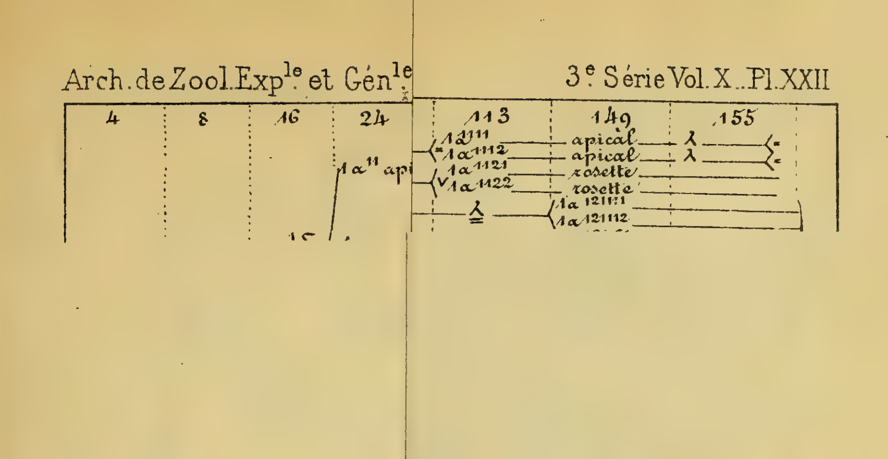
$1D(V)\,\lambda$ Λ

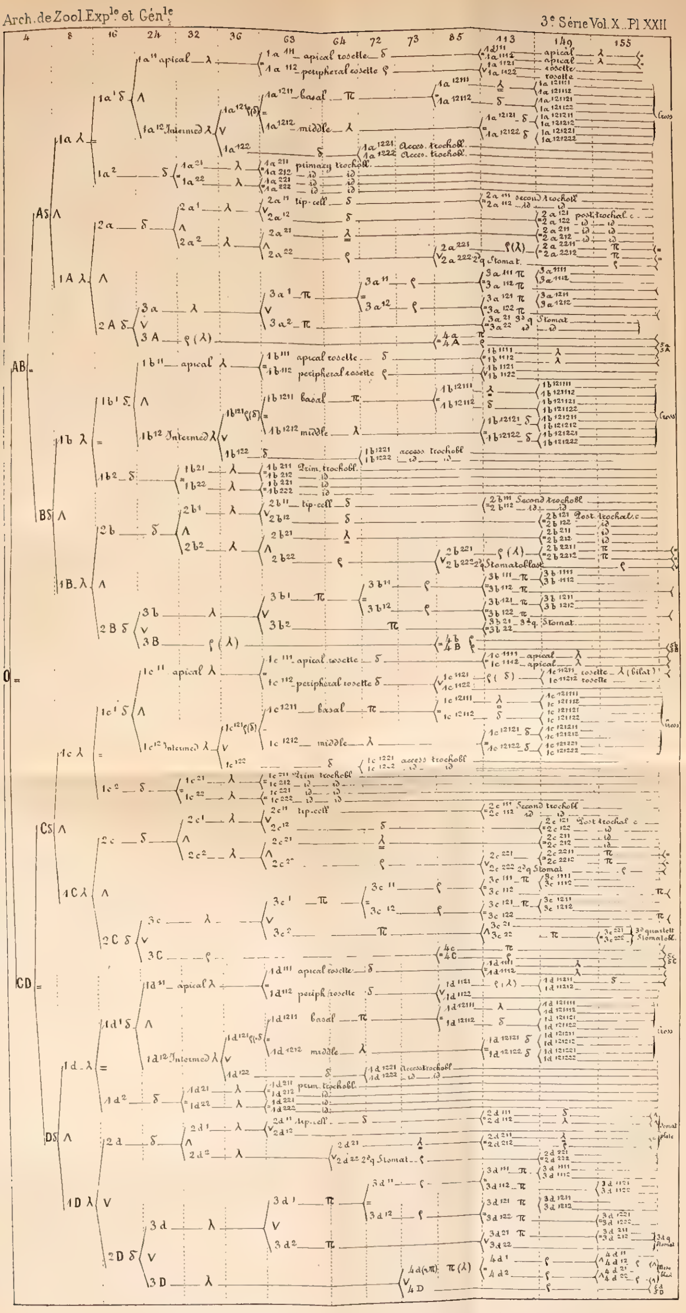
$3d(V)$ — ϱ — $3d^1(V)\pi$ $3d^{11}(\nu^8)$ / = $3d^{12}(\nu^9)$; = $3d^2(\nu 7)\,\pi$ — $3d^{21}$ / = $3d^{22}$

$2D(V)\,\delta$ V

$3D(\nu^2)$ — λ — $4d(\nu^5)$ ("?" f. 26) π = (f. 27) $4d^1$ / = $4d^2$; V $4D(\nu^6)$

CHITON MARMORATUS *Gmel (METCALF 1893)*


4
8
16
24
113
149
155
apical
apical
rosette
rosette



ISCHNOCHITON MAGDALENENSIS: *Hind.* – (*HEATH 1899*)

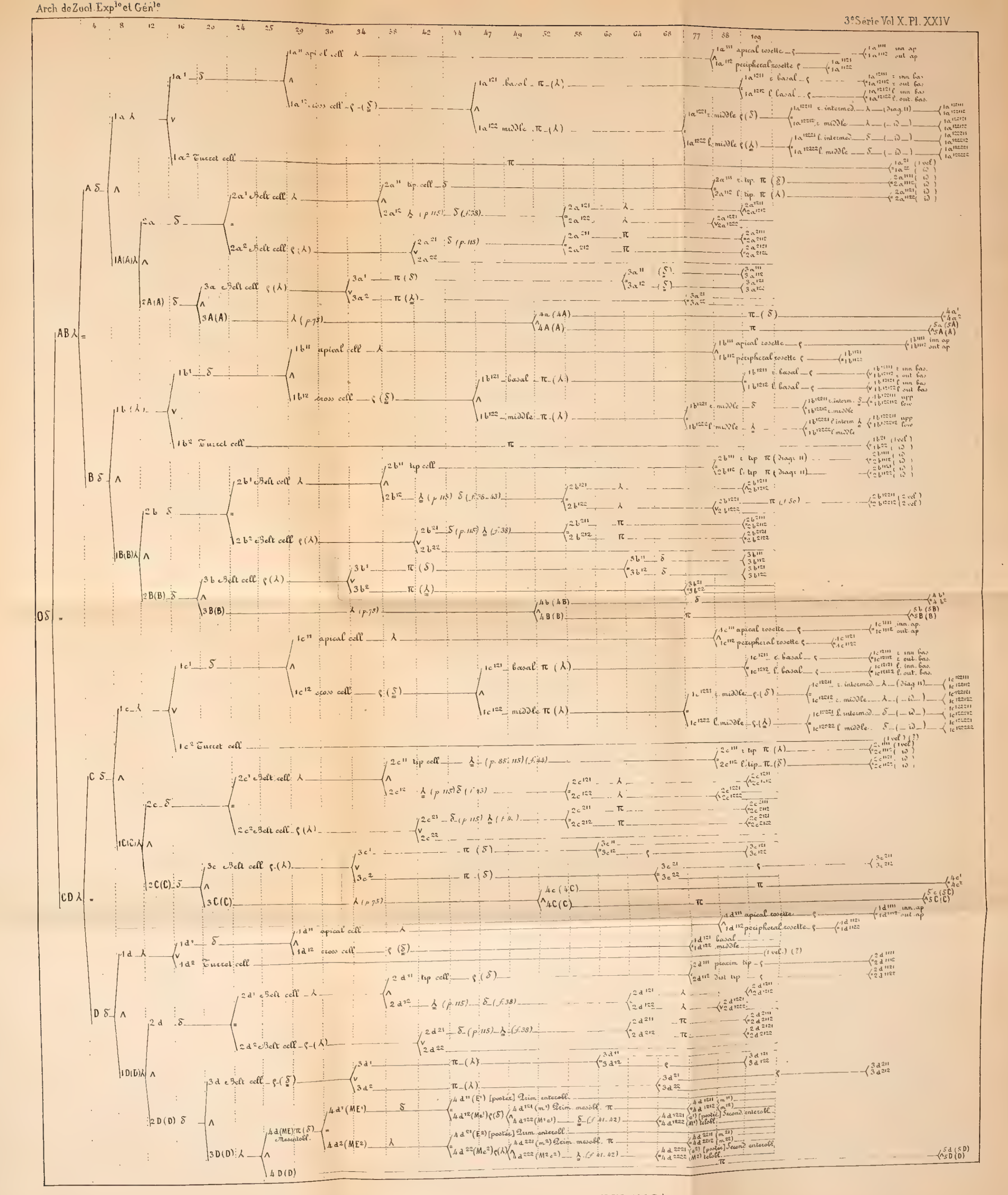
4 | 8 | 16 | 24 | 44

1a¹ (a¹¹)
1a (a¹) λ — V
1a² (a¹²)
AS — Λ
2a¹ (a²¹)
2a (a²) S — =
2a² (a²²)
1A (A) λ — Λ
3a (a³)
2A (A) S — Λ
4a (a⁴)
3A (A) λ — Λ
4A (A)
ABλ — =
1b¹ (b¹¹)
1b (b¹) λ — V
1b² (b¹²)
BS — Λ
2b¹ (b²¹)
2b (b²) S — =
2b² (b²²)
1B (B) λ — Λ
3b (b³)
4b (b⁴)
2B (B) S — Λ
3B (B) λ — Λ
4B (B)
0 — Λ
1c¹ (c¹¹)
1c (c¹) λ — V
1c² (c¹²)
CS — Λ
2c¹ (c²¹)
2c (c²) S — =
2c² (c²²)
1C (C) λ — Λ
3c (c³)
2C (C) S — Λ
4c (c⁴)
3C (C) λ — Λ
4C (C)
CDλ — Λ
1d¹ (d¹¹)
1d (d¹) λ — V
1d² (d¹²)
DS — Λ
2d¹ (d²¹)
2d (d²) S — =
2d² (d²²)
1D (D) λ — Λ
3d (d³)
2D (D) S — Λ
4d¹ (M)
4d (d⁴=M) π — =
4d² (M)
3D (D) λ — Λ
4D (D)

ILYANASSA OBSOLETA *Stimpson (CRAMPTON-1896)*

77 38 109

1α111 apical rosette — ρ — 1α1111 inn. ap. / 1α1112 out. ap.
1α112 peripheral rosette ρ — 1α1121 / 1α1122
1α1211 r. basal — ρ — 1α12111 r. inn. bas. / 1α12112 r. out. bas.
1α1212 l. basal — ρ — 1α12121 l. inn. bas. / 1α12122 l. out. bas.
1α1221 r. middle ρ (δ) — 1α12211 r. intermed. — λ — (diag. 11) — 1α122111 / 1α122112
1α12212 r. middle — λ — (id) — 1α122121 / 1α122122
1α1222 l. middle ρ (λ) — 1α12221 l. intermed. — δ — (id) — 1α122211 / 1α122212
1α12222 l. middle — δ — (id) — 1α122221 / 1α122222
1α21 (1 vel.) / 1α22 (id)
2α111 r. tip. π (δ) — 2α1111 (id) / 2α1112 (id)
2α112 l. tip. π (λ) — 2α1121 (id) / 2α1122 (id)
2α1211 / 2α1212
2α1221 / 2α1222
2α2111 / 2α2112
2α2121 / 2α2122
3α111 / 3α112 — 1d1114 out. ap.
1d112 peripheral rosette — ρ — 1d1121 / 1d1122
1d121 basal
1d122 middle
(1 vel.) (?)
2d111 proxim. tip — ρ — 2d1111 / 2d1112
2d112 dist. tip — ρ — 2d1121 / 2d1122
2d1211 / 2d1212
2d1221 / 2d1222
2d2111 / 2d2112
2d2121 / 2d2122
3d121 / 3d122
ρ — 3d211 / 3d212
4d1211 (m11)
4d1212 (m12)
e1) [postér.] Second. enterobl.
M1) telobl.
4d2211 (m21)
4d2212 (m22)
e2) [postér.] Second. enterobl.
M2) telobl.
π — 5d (5D) / 5D (D)

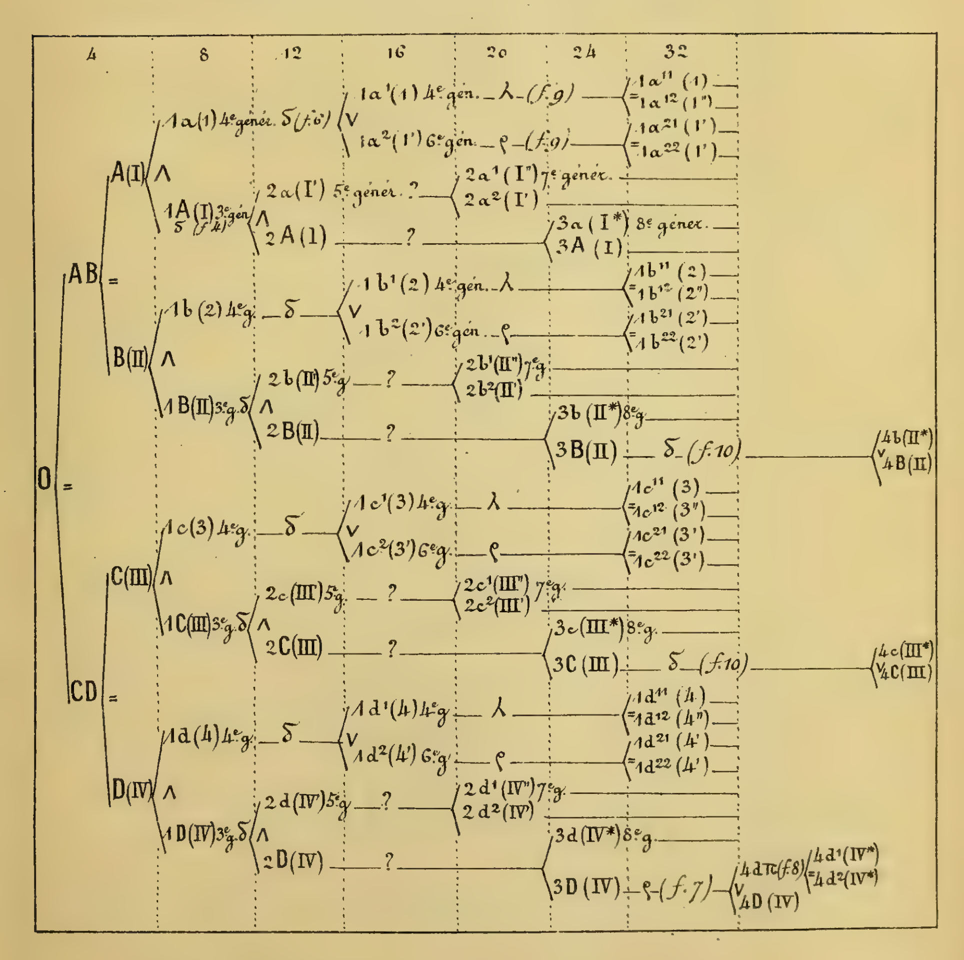


CREPIDULA FORNICATA *Lam.* *(CONKLIN 1897)*

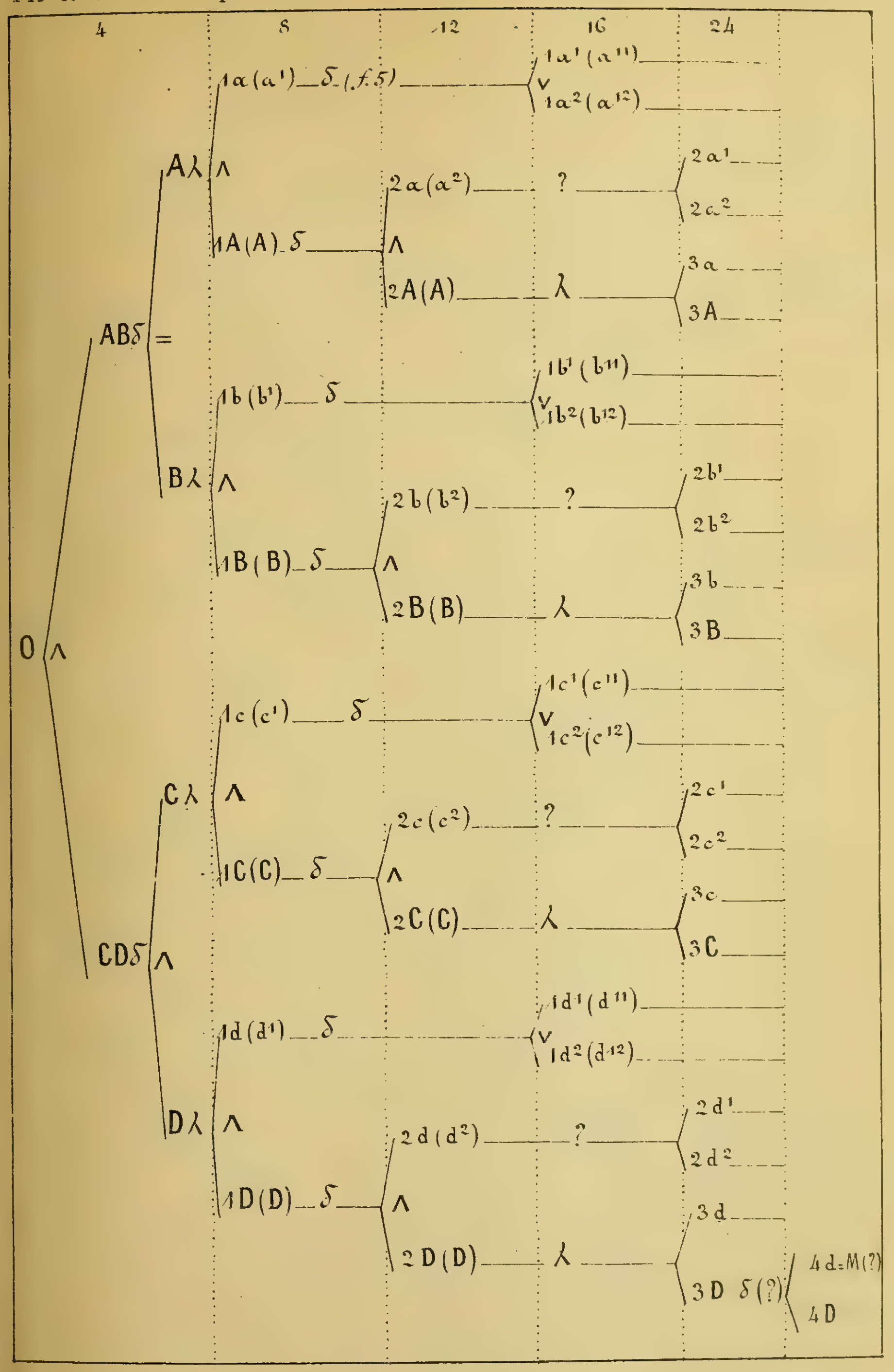
4 8 12 16

O =
AB =
A(I) δ f.1-I ∧ 1 α (1) — λ — (f.2-I) — ∨ 1 α¹ (1) / 1 α² (1')
1 A (I) — λ — ∧ 2 α (I') / 2 A (I)
B(II) δ ∧ 1 b (2) — λ — ∨ 1 b¹ (2) / 1 b² (2')
1 B (II) — λ — ∧ 2 b (II') / 2 B (II)
CD =
C(III) δ ∧ 1 c (3) — λ — ∨ 1 c¹ (3) / 1 c² (3')
1 C (III) — λ — ∧ 2 c (III') / 2 C (III)
D(IV) δ ∧ 1 d (4) — λ — ∨ 1 d¹ (4) / 1 d² (4')
1 D (IV) — λ — ∧ 2 d (IV') / 2 D (IV)

FIROLOÏDES DESMARESTI (*Lesueur*) (*FOL - 1876*)



PTEROTRACHŒA CORONATA. *Forsk* (*FOL. 1876*)



PHYSA HETEROSTROPHA *Say.* (CRAMPTON 1894)

8 | 16 | 24 | 28 | 32 | 44 | 52 | 69-72 | 78-80 | 100

O =

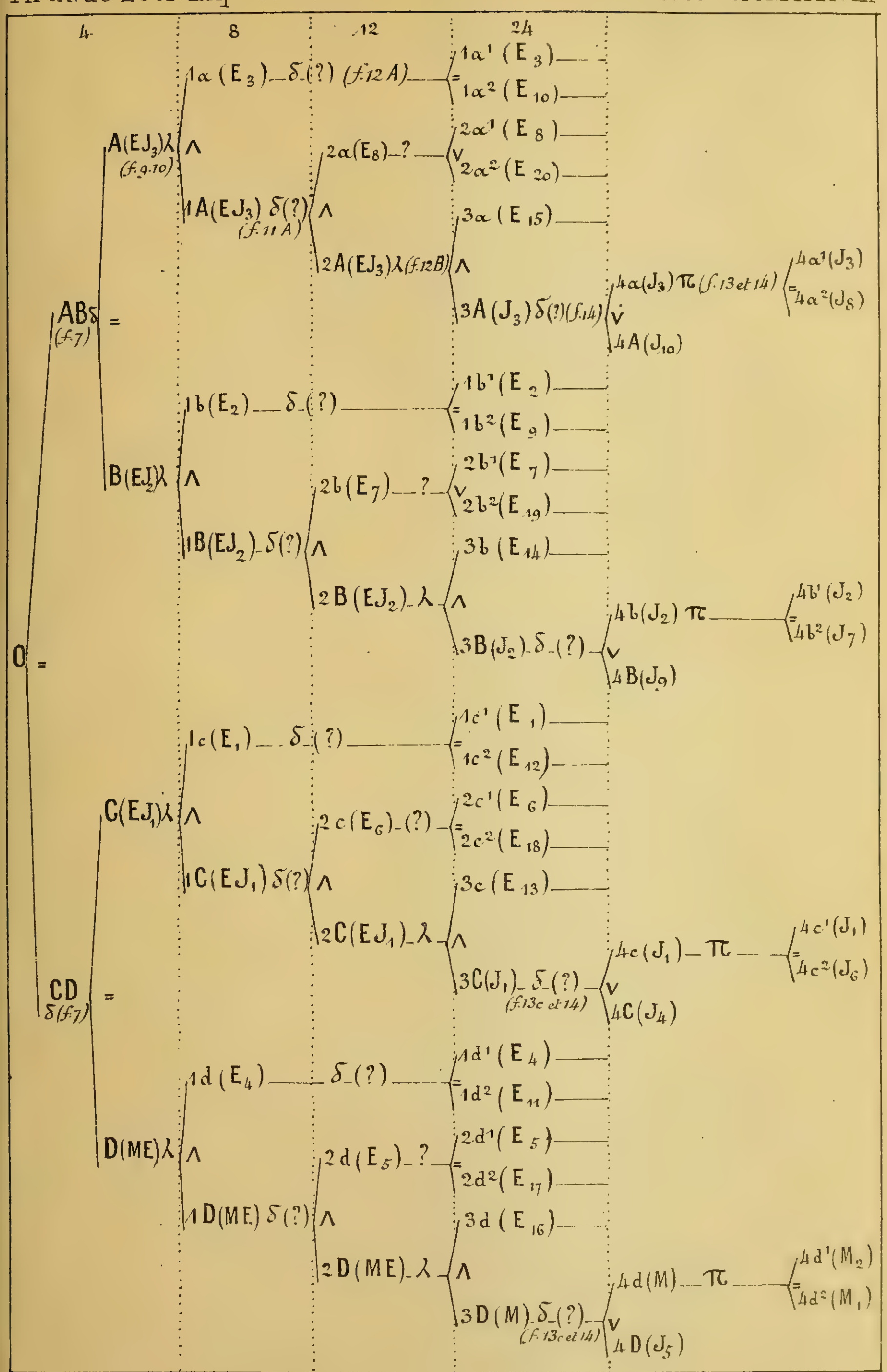
AB ♂
A(c^3)
1a($c^{4.2}$)
1A($c^{4.1}$)
2a($c^{5.2}$)
2a¹($c^{6.4}$)
2a²($c^{6.3}$)
2A($c^{5.1}$)
3a($c^{6.2}$) ♀
3a¹
3a²(c^7)π =
3a²¹(c^8)π
3a²²(c^8)π
3a²¹¹(c^9)π
3a²¹²
3a²²¹(c^9)π
3a²²²
3a²¹¹¹(c^{10})(mes) ♀
3a²¹¹²
3a²²¹¹(c^{10})(mes) ♀
3a²²¹²
3a²¹¹¹¹ (2 mes)
3a²¹¹¹² (id)
3a²²¹¹¹ (2 mes)
3a²²¹¹² (id)
3A($c^{6.1}$)
4a π
4A
4a¹
4a²

B(b^3)
1b($b^{4.2}$)
1B($b^{4.1}$)
2b($b^{5.2}$)
2b¹($b^{6.4}$)
2b²($b^{6.3}$)
2B($b^{5.1}$)
3b($b^{6.2}$) ♀
3b¹
3b²(b^7)π =
3b²¹(b^8)π
3b²²(b^8)π
3b²¹¹(b^9)π
3b²¹²
3b²²¹(b^9)π
3b²²²
3b²¹¹¹(b^{10})mes ♀
3b²¹¹²
3b²²¹¹(b^{10})mes ♀
3b²²¹²
3b²¹¹¹¹ (2 mes)
3b²¹¹¹² (id)
3b²²¹¹¹ (2 mes)
3b²²¹¹² (id)
3B($b^{6.1}$)
4b π
4B
4b¹
4b²

CD ♂
C(a^3)
1c($a^{4.2}$)
1C($a^{4.1}$)
2c($a^{5.2}$)
2c¹($a^{6.4}$)
2c²($a^{6.3}$)
2C($a^{5.1}$)
3c($a^{6.2}$) ♀
3c¹(a^7)
3c²
3C($a^{6.1}$)
4c π
4C
4c¹
4c²

D(d^3)
1d($d^{4.2}$)
1D($d^{4.1}$)
2d($d^{5.2}$)
2d¹($d^{6.4}$)
2d²($d^{6.3}$)
2D($d^{5.1}$)
3d($d^{6.2}$) ♀
3d¹(d^7)
3d²
3D($d^{6.1}$)
4d($d^{7.2}$)π (mes) =
4D($d^{7.1}$)
4d¹($d^{8.4}$ = M)(1 mes)
4d²($d^{8.3}$ = M)(1 mes)
4d¹¹(m)
4d¹²(M) =
4d²¹(m)
4d²²(M) =
4d¹²¹(M')
4d¹²²(M)
4d²²¹(M')
4d²²²(M)
4d¹²¹¹(M')
4d¹²¹²(m')
4d¹²²¹(m)
4d¹²²²(M) (m) (M)
4d²²¹¹(M')
4d²²¹²(m')
4d²²²¹(m)
4d²²²²(M) (m) (M)

PHYSA FONTINALIS (L) *Drap* (*WIERZEJSKI 1897*)



PLANORBIS MARGINATUS *Drap* (*RABL 1879*)

4 8 12 16 24 49

1a¹¹ (1c¹¹) — δ — 1a¹¹¹ (1c¹¹¹) apical; 1a¹¹² (1c¹¹²) λ Intermed.

1a¹ (1c¹) — λ; 1a¹² (1c¹²) basal ρ (λ) — 1a¹²¹ (1c¹²¹) basal — ρ p. 395 — 1a¹²¹¹ (1c¹²¹¹) Bas π; 1a¹²¹² (1c¹²¹²) Inn. med. π; 1a¹²² (1c¹²²) outer median (Head vesicle)

1a (1c) — δ; 1a² (1c²) trochobl. ρ — 1a²¹ (1c²¹) (Prototroch); 1a²² (1c²²)

2a¹¹ (2c¹¹) tip cell, Head vesicle

2a¹ (2c¹) δ; 2a¹² (2c¹²) λ — 2a¹²¹ (2c¹²¹) λ; 2a¹²² (2c¹²²) ρ (δ)

A(C) λ; 2a (2c) λ

2a² (2c²) δ; 2a²¹ (2c²¹) λ — 2a²¹¹ (2c²¹¹) λ; 2a²¹² (2c²¹²) ρ (δ); 2a²² (2c²²) Stomat. λ — 2a²²¹ (2c²²¹); 2a²²² (2c²²²)

1A(C) δ

3a (3c) ρ; 3a¹ (3c¹) π — 3a¹¹ (3c¹¹) ρ; 3a¹² (3c¹²) ρ; 3a² (3c²) π — 3a²¹ (3c²¹) ρ; 3a²² (3c²²) ρ (24 mes)

2A(C) λ; 3A(C) δ; 4a (4c) π (p. 413) δ (f. 24); 4a¹ (4c¹) ρ (δ) (p. 414); 4a² (4c²) ρ (δ) (p. 414)

4A(C) — δ (p. 414) λ (f. 38) — 5a (5c); 5A(C)

AB (BC)

1b¹¹ — δ — 1b¹¹¹ apical; 1b¹¹² Intermed. δ — 1b¹¹²¹; 1b¹¹²² (l. cer.)

1b¹ — λ; 1b¹² basal ρ (λ) — 1b¹²¹ basal — ρ — 1b¹²¹¹ Basal (Prototroch); 1b¹²¹² Inner med. π — 1b¹²¹²¹ λ; 1b¹²¹²² δ; 1b¹²² outer median — π — 1b¹²²¹ δ; 1b¹²²² λ (l. cer.)

1b. δ; 1b² trochobl. ρ — 1b²¹ (Prototroch); 1b²²

2b¹¹ tip cell — λ — 2b¹¹¹; 2b¹¹² (Prototroch)

2b¹ δ; 2b¹² λ — 2b¹²¹; 2b¹²² (Prototroch 2ᵈ row)

B λ; 2b λ; 2b² δ; 2b²¹ λ — 2b²¹¹; 2b²¹²; 2b²² Stomat. λ — 2b²²¹; 2b²²² π — 2b²²¹¹; 2b²²¹²

3b¹ π — 3b¹¹ ρ — 3b¹¹¹; 3b¹¹² ρ; 3b¹² ρ — 3b¹²¹; 3b¹²² ρ

1B(B) δ; 3b ρ; 3b² π — 3b²¹ ρ — 3b²¹¹; 3b²¹² π (24 mes); 3b²² ρ — 3b²²¹; 3b²²² π

2B(B) λ; 3B(B) δ; 4b π (p. 413) λ (f. 24); 4b¹ ρ (δ) — 4b¹¹ π; 4b¹² π; 4b² ρ (λ) — 4b²¹ π; 4b²² π

4B(B) — ρ (p. 416 et f. 38) — 5b; 5B(B)

D =

1c¹¹ (1a¹¹) — δ (variable) — 1c¹¹¹ (1a¹¹¹) apical; 1c¹¹² (1a¹¹²) intermed. λ

1c¹ (1a¹) λ; 1c¹² (1a¹²) basal ρ λ — 1c¹²¹ (1a¹²¹) basal — 1c¹²¹¹ (1a¹²¹¹) basal π; 1c¹²¹² (1a¹²¹²) inner med. π; 1c¹²² (1a¹²²) outer median (Head vesicle)

1c (1a) δ; 1c² (1a²) trochobl. ρ — 1c²¹ (1a²¹) (Head vesicle); 1c²² (1a²²)

2c¹¹ (2a¹¹) tip cell

2c¹ (2a¹) δ; 2c¹² (2a¹²) λ — 2c¹²¹ (2a¹²¹) δ (f. 32) λ (p. 405); 2c¹²² (2a¹²²) ρ (δ)

C(A) λ; 2c (2a) λ; 2c² (2a²) δ; 2c²¹ (2a²¹) λ — 2c²¹¹ (2a²¹¹) λ (f. 32); 2c²¹² (2a²¹²) ρ (δ); 2c²² (2a²²) Stomat. λ

1C(A) δ; 3c (3a) ρ; 3c¹ (3a¹) π — 3c¹¹ (3a¹¹) ρ; 3c¹² (3a¹²) ρ (λ) (f. 20); 3c² (3a²) π — 3c²¹ (3a²¹); 3c²² (3a²²) π

2C(A) λ; 3C(A) δ; 4c (4a) π; 4c¹ (4a¹) ρ (λ); 4c² (4a²) ρ (λ)

4C(A) — λ (p. 414) δ (f. 38) — 5c (5a); 5C(A)

CD (AD)

1d¹ λ — 1d¹¹ δ — 1d¹¹¹ apical; 1d¹¹² intermed. δ; 1d¹² basal ρ (λ) — 1d¹²¹ basal ρ; 1d¹²² outer median (Head vesicle)

1d δ; 1d² trochobl. ρ (p. 387) — 1d²¹ (Head vesicle); 1d²²

2d¹¹ tip cell — 2d¹¹¹; 2d¹¹²

2d¹ δ; 2d¹² λ — 2d¹²¹ λ; 2d¹²² ρ (δ)

D λ; 2d λ; 2d² δ; 2d²¹ λ — 2d²¹¹ λ; 2d²¹² ρ (δ); 2d²² λ — 2d²²¹; 2d²²²

1D(D) δ; 3d ρ; 3d¹ π — 3d¹¹ ρ; 3d¹² ρ; 3d² π — 3d²¹; 3d²² π

2D(D) λ; 4d¹ (M) π — 4d¹¹; 4d¹² π; 4d (M) π; 4d² (M) π — 4d²¹; 4d²² π

3D(D) δ; 4D(D)

PLANORBIS TRIVOLVIS *Say* (HOLMES 1900)

4 8 12 16 20 24 28 32 36 40 44 45

O =

AB λ =

A(A^3) δ Λ

1a(a$^{4.2}$) λ — V

1a^1(a$^{5.4}$) — δ — = 1a^{11}(a$^{6.8}$) / 1a^{12}(a$^{6.7}$)

1a^2(a$^{5.3}$) — π (δ) — = 1a^{21}(a$^{6.6}$) / 1a^{22}(a$^{6.5}$)

1A(a$^{4.1}$) λ Λ

2a(a$^{5.2}$) — δ — = 2a^1(a$^{6.4}$) — λ — = 2a^{11}(a$^{7.8}$) / 2a^{12}(a$^{7.7}$)

2a^2(a$^{6.3}$)

2A(a$^{5.1}$) δ — =

3a(a$^{6.2}$) ρ (λ) — = 3a^1(a$^{7.4}$) / 3a^2(a$^{7.3}$)

3A(a$^{6.1}$) — λ — V 4a(a$^{7.2}$) / 4A(a$^{7.1}$)

B(B^3) δ Λ

1b(b$^{4.2}$) λ — V

1b^1(b$^{5.4}$) — δ — = 1b^{11}(b$^{6.8}$) / 1b^{12}(b$^{6.7}$)

1b^2(b$^{5.3}$) — π — (δ) — = 1b^{21}(b$^{6.6}$) / 1b^{22}(b$^{6.5}$)

1B(b$^{4.1}$) λ Λ

2b(b$^{5.2}$) — δ — = 2b^1(b$^{6.4}$) λ — = 2b^{11}(b$^{7.8}$) / 2b^{12}(b$^{7.7}$)

2b^2(b$^{6.3}$)

2B(b$^{5.1}$) δ — =

3b(b$^{6.2}$) ρ (λ) — = 3b^1(b$^{7.4}$) / 3b^2(b$^{7.3}$)

3B(b$^{6.1}$) — λ — V 4b(b$^{7.2}$) / 4B(b$^{7.1}$)

CD λ =

C(C^3) δ Λ

1c(c$^{4.2}$) λ — V

1c^1(c$^{5.4}$) — δ — = 1c^{11}(c$^{6.8}$) / 1c^{12}(c$^{6.7}$)

1c^2(c$^{5.3}$) — π (δ) — = 1c^{21}(c$^{6.6}$) / 1c^{22}(c$^{6.5}$)

1C(c$^{4.1}$) λ Λ

2c(c$^{5.2}$) — δ — = 2c^1(c$^{6.4}$) λ — = 2c^{11}(c$^{7.8}$) / 2c^{12}(c$^{7.7}$)

2c^2(c$^{6.3}$) ρ (λ) — = 2c^{21}(c$^{7.6}$) / 2c^{22}(c$^{7.5}$)

2C(c$^{5.1}$) δ — =

3c(c$^{6.2}$) — ρ — (λ) — = 3c^1(c$^{7.4}$) / 3c^2(c$^{7.3}$)

3C(c$^{6.1}$) — λ — V 4c(c$^{7.2}$) / 4C(c$^{7.1}$)

D(D^3) δ Λ

1d(d$^{4.2}$) — λ — V

1d^1(d$^{5.4}$) — δ — = 1d^{11}(d$^{6.8}$) / 1d^{12}(d$^{6.7}$)

1d^2(d$^{5.3}$) — π (δ) — = 1d^{21}(d$^{6.6}$) / 1d^{22}(d$^{6.5}$)

1D(d$^{4.1}$) λ Λ

2d(d$^{5.2}$) — δ — = 2d^1(d$^{6.4}$) λ — = 2d^{11}(d$^{7.8}$) / 2d^{12}(d$^{7.7}$)

2d^2(d$^{6.3}$)

2D(d$^{5.1}$) δ — =

3d(d$^{6.2}$) ρ (λ) — = 3d^1(d$^{7.4}$) / 3d^2(d$^{7.3}$)

3D(d$^{6.1}$) λ — V

4d(d$^{7.2}$ = M) π — = 4d^1(M) Λ 4d^{11}(m)(post) / 4d^{12}(M) Λ ; 4d^2(M) Λ 4d^{21}(m)(post) / 4d^{22}(M) Λ

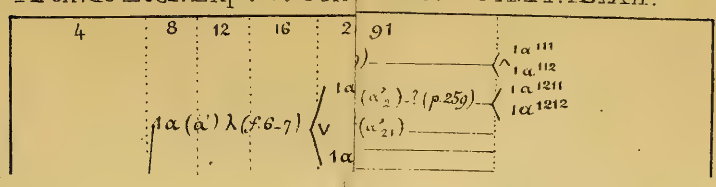
4D(d$^{7.1}$)

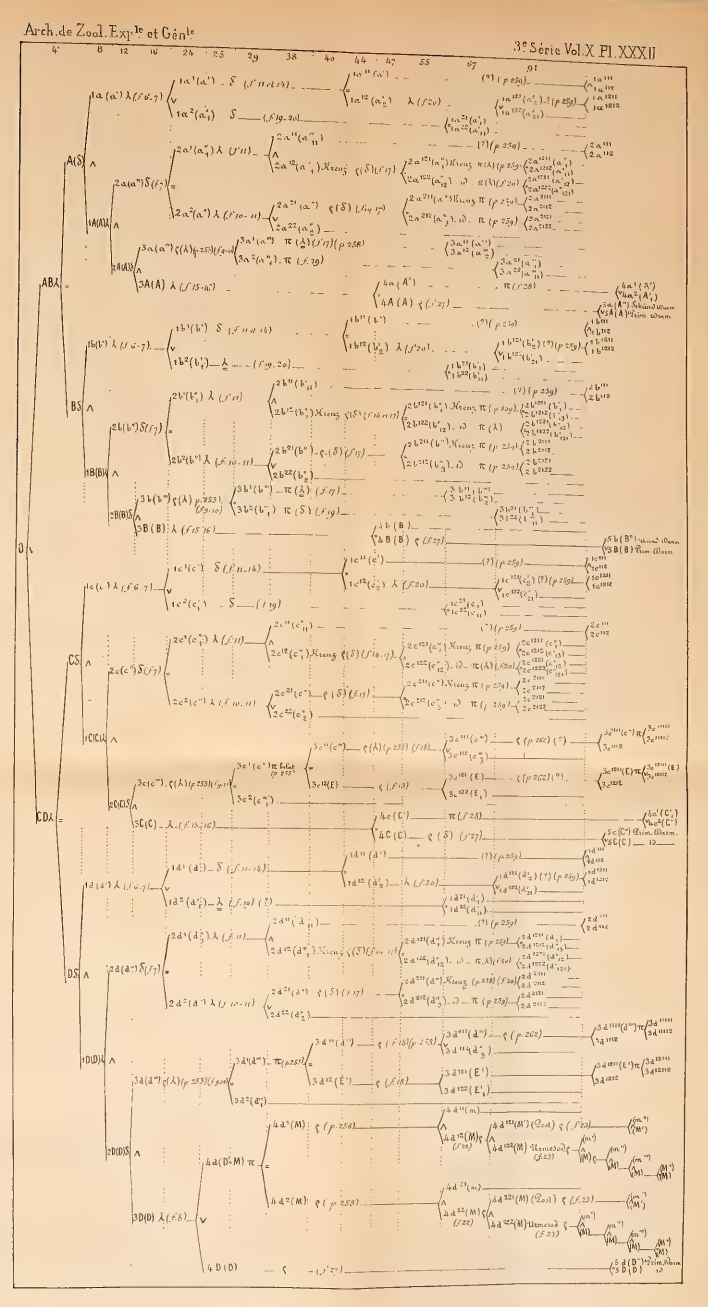
LIMAX AGRESTIS *L (KOFOID. 1895)*

4 | 8 | 12 | 16 | 20 | 24 | 28 | 32 | 36 | 40 | 44 | 48

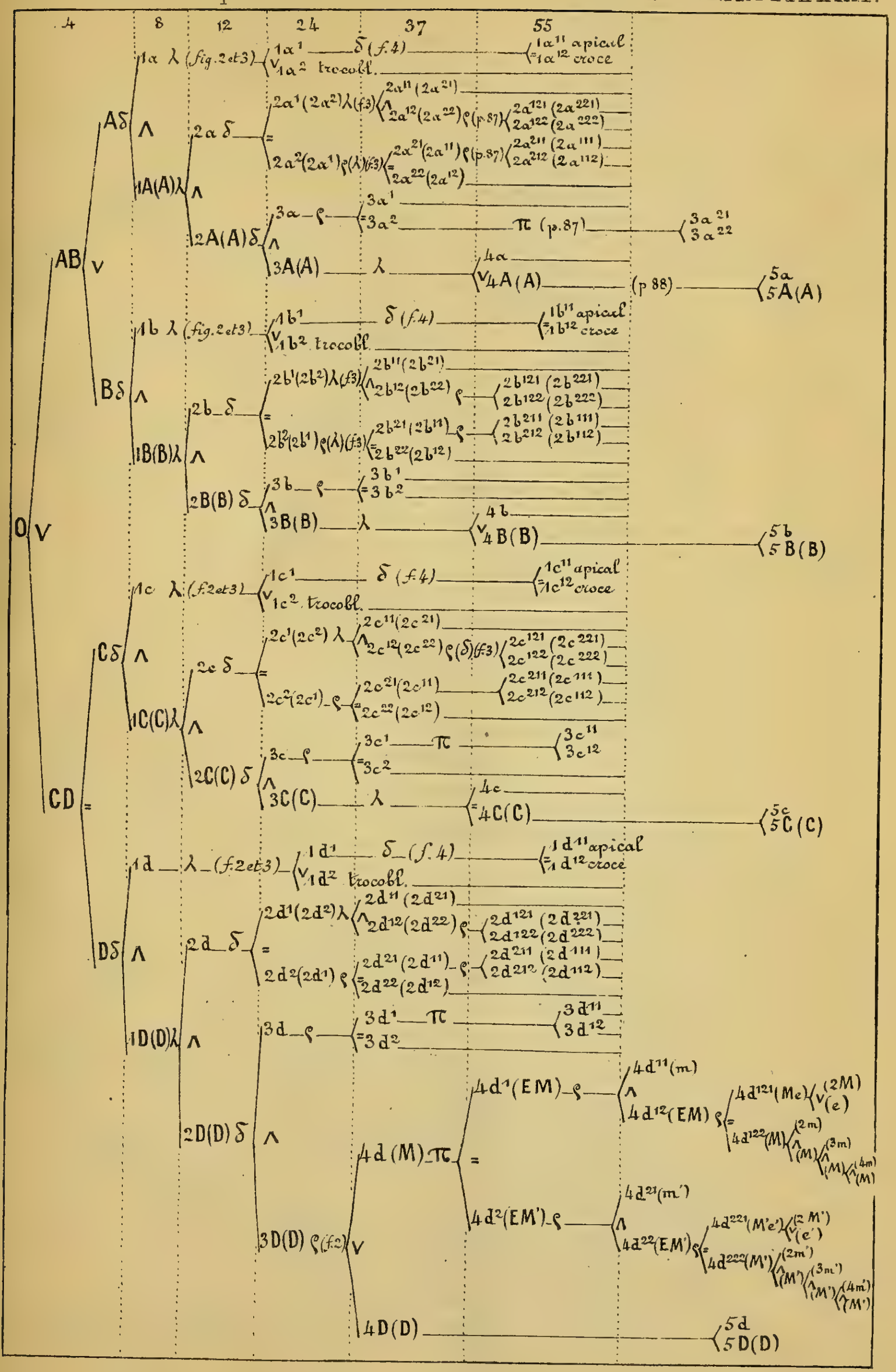
0 =
AB =
A(a³) Λ δ
1a(a⁴·²=a¹) λ
1a¹(a⁵·⁴=a¹¹) — δ
1a¹¹(a⁶·⁸=a¹¹¹)
1a¹²(a⁶·⁷=a¹¹)
1a²(a⁵·³=a¹) π (δ)
1a²¹(=a⁶·⁶=a¹²)
1a²²(a⁶·⁵=a¹)
1A(a⁴·¹=A) Λ λ
2a(a⁵·²=a²) — δ
2a¹(a⁶·⁴=a²¹) — λ
2a¹¹(a⁷·⁸=a²¹¹)
2a¹²(a⁷·⁷=a²¹)
2a²(a⁶·³=a²) — ? — (p. 437)
2a²¹(a⁷·⁶=a²²)
2a²²(a⁷·⁵=a²)
2A(a⁵·¹=A) — δ
3a(a⁶·²=a³) — λ
3a¹(a⁷·⁴=a³¹)
3a²(a⁷·³=a³)
3A(a⁶·¹=A) — λ
4a(a⁷·²=a⁴)
4A(a⁷·¹=A)
B(b³) Λ δ
1b(b⁴·²=b¹) λ
1b¹(b⁵·⁴=b¹¹) — δ
1b¹¹(b⁶·⁸=b¹¹¹)
1b¹²(b⁶·⁷=b¹¹)
1b²(b⁵·³=b¹) π (δ)
1b²¹(b⁶·⁶=b¹²)
1b²²(b⁶·⁵=b¹)
1B(b⁴·¹=B) Λ λ
2b(b⁵·²=b²) — δ
2b¹(b⁶·⁴=b²¹) — λ
2b¹¹(b⁷·⁸=b²¹¹)
2b¹²(b⁷·⁷=b²¹)
2b²(b⁶·³=b²) — ?
2b²¹(b⁷·⁶=b²²)
2b²²(b⁷·⁵=b²)
2B(b⁵·¹=B) — δ
3b(b⁶·²=b³) — λ
3b¹(b⁷·⁴=b³¹)
3b²(b⁷·³=b³)
3B(b⁶·¹=B) — λ
4b(b⁷·²=b⁴)
4B(b⁷·¹=B)
CD =
C(c³) Λ δ
1c(c⁴·²=c¹) λ
1c¹(c⁵·⁴=c¹¹) — δ
1c¹¹(c⁶·⁸=c¹¹¹)
1c¹²(c⁶·⁷=c¹¹)
1c²(c⁵·³=c¹) — π (δ)
1c²¹(c⁶·⁶=c¹²)
1c²²(c⁶·⁵=c¹)
1C(c⁴·¹=C) Λ λ
2c(c⁵·²=c²) — δ
2c¹(c⁶·⁴=c²¹) — λ
2c¹¹(c⁷·⁸=c²¹¹)
2c¹²(c⁷·⁷=c²¹)
2c²(c⁶·³=c²) — ?
2c²¹(c⁷·⁶=c²²)
2c²²(c⁷·⁵=c²)
2C(c⁵·¹=C) — δ
3c(c⁶·²=c³) — λ
3c¹(c⁷·⁴=c³¹)
3c²(c⁷·³=c³)
3C(c⁶·¹=C) — λ
4c(c⁷·²=c⁴)
4C(c⁷·¹=C)
D(d³) Λ δ
1d(d⁴·²=d¹) λ
1d¹(d⁵·⁴=d¹¹) — δ
1d¹¹(d⁶·⁸=d¹¹¹)
1d¹²(d⁶·⁷=d¹¹)
1d²(d⁵·³=d¹) — π (δ)
1d²¹(d⁶·⁶=d¹²)
1d²²(d⁶·⁵=d¹)
1D(d⁴·¹=D) Λ λ
2d(d⁵·²=d²) — δ
2d¹(d⁶·⁴=d²¹) — λ
2d¹¹(d⁷·⁸=d²¹¹)
2d¹²(d⁷·⁷=d²¹)
2d²(d⁶·³=d²) — ?
2d²¹(d⁷·⁶=d²²)
2d²²(d⁷·⁵=d²)
2D(d⁵·¹=D) — δ
3d(d⁶·²=d³) — λ
3d¹(d⁷·⁴=d³¹)
3d²(d⁷·³=d³)
3D(d⁶·¹=D) — λ
4d(d⁷·²=M) — π
4d¹(M) Λ 4d¹¹(m) 4d¹²(M) m/M
4d²(M) Λ 4d²¹(m) 4d²²(M) m/M
4D(d⁷·¹=D)

LIMAX MAXIMUS *L (MEISENHEIMER 1896)*


4
8
12
16
2
91
1α (α') λ (f. 6-7)
V
1α
(α'2) - ? (p. 259)
(α'21)
1α111
1α112
1α1211
1α1212



UMBRELLA MEDITERRANEA *Lam* (HEYMONS 1893)



APLYSIA LIMACINA L (CARAZZI 1900)

4 | 8 | 12 (f. 12) | 16 (f. 14) | 24 (f. 15) | 28 (f. 17-18) | 37 (f. 20) | 41 (f. 21) | 65 (f. 22-23)

O =

AB = λ

Aδ Λ

$1a(a^1)$ λ (f. 14) =
$1a^1(\alpha_1)$ δ (?) Λ: $1a^{11}(b_1)$; $1a^{12}(\alpha_{12})$ ς V: $1a^{121}(\alpha_{12})$, $1a^{122}(\alpha_{121})$
$1a^2(\alpha_{11})$ ς =: $1a^{21}(\alpha_{11})$, $1a^{22}(\alpha_{111})$

$1A(A_1)$ λ (f. 12-13) Λ
$2a(\alpha_2)$ δ =
$2a^1(\alpha_2)$ λ Λ: $2a^{11}(\alpha_{41})$, $2a^{12}(\alpha_2)$
$2a^2(\alpha_2)$ λ V: $2a^{21}(\alpha_2)$, $2a^{22}(\alpha_4)$
$2A(A_1)$ δ Λ
$3a(\alpha_3)$ λ =
$3a^1(\alpha_3)$ π =: $3a^{11}(\alpha_3)$, $3a^{12}(\alpha_3)$
$3a^2(\alpha_{31})$ π =: $3a^{21}(\alpha_{31})$, $3a^{22}(\alpha_{31})$
$3A(A_1)$ λ V
$4a(A_1)$ π Λ: $4a^1(A_1)$, $4a^2(A_1)$
$4A(A_2)$

Bδ Λ

$1b(b_1)$ λ =
$1b^1(b_1)$ δ (?) Λ: $1b^{11}(c_1)$; $1b^{12}(b_{12})$ ς V: $1b^{121}(b_{12})$, $1b^{122}(b_{121})$
$1b^2(b_{11})$ ς =: $1b^{21}(b_{11})$, $1b^{22}(b_{111})$

$1B(B_1)$ λ Λ
$2b(b_2)$ δ =
$2b^1(b_2)$ λ Λ: $2b^{11}(b_{41})$, $2b^{12}(b_2)$
$2b^2(b_2)$ λ V: $2b^{21}(b_2)$, $2b^{22}(b_4)$
$2B(B_1)$ δ Λ
$3b(b_3)$ λ =
$3b^1(b_3)$ π =: $3b^{11}(b_3)$, $3b^{12}(b_3)$
$3b^2(b_{31})$ π =: $3b^{21}(b_{31})$, $3b^{22}(b_{31})$
$3B(B_1)$ λ V
$4b(B_1)$ π =: $4b^1(B_1)$, $4b^2(B_1)$
$4B(B_2)$

CD = λ

Cδ Λ

$1c(c_1)$ λ =
$1c^1(c_1)$ δ Λ: $1c^{11}(d_1)$; $1c^{12}(c_{12})$ ς V: $1c^{121}(c_{12})$, $1c^{122}(c_{121})$
$1c^2(c_{11})$ ς =: $1c^{21}(c_{11})$, $1c^{22}(c_{111})$

$1C(C_1)$ λ Λ
$2c(c_2)$ δ =
$2c^1(c_2)$ λ Λ: $2c^{11}(c_{41})$, $2c^{12}(c_2)$
$2c^2(c_2)$ λ V: $2c^{21}(c_2)$, $2c^{22}(c_4)$
$2C(C_1)$ δ Λ
$3c(c_3)$ λ =
$3c^1(c_3)$ π =: $3c^{11}(c_3)$, $3c^{12}(c_3)$
$3c^2(c_{31})$ π =: $3c^{21}(c_{31})$, $3c^{22}(c_{31})$
$3C(C_1)$ λ V
$4c(C_1)$ π Λ: $4c^1(C_1)$, $4c^2(C_1)$
$4C(C_2)$ δ Λ: $5c(C_{21})$, $5C(C_2)$

Dδ Λ

$1d(d_1)$ λ =
$1d^1(d_1)$ δ Λ: $1d^{11}(\alpha_1)$; $1d^{12}(d_{12})$ ς V: $1d^{121}(d^{12})$, $1d^{122}(d^{121})$
$1d^2(d_{11})$ ς =: $1d^{21}(d^{11})$, $1d^{22}(d^{111})$

$1D(D_1)$ λ Λ
$2d(d_2)$ δ =
$2d^1(d_2)$ λ Λ: $2d^{11}(d^{41})$, $2d^{12}(d^2)$
$2d^2(d_2)$ λ V: $2d^{21}(d_2)$, $2d^{22}(d_4)$
$2D(D_1)$ δ Λ
$3d(d_3)$ λ =
$3d^1(d_3)$ π =: $3d^{11}(d_3)$, $3d^{12}(d_3)$
$3d^2(d_{31})$ π =: $3d^{21}(d_{31})$, $3d^{22}(d_{31})$
$3D(D_1)$ λ V
$4d(D_1=M)$ π(δ) =
$4d^1(M)$ Λ: $4d^{11}(m)$; $4d^{12}(M)$ π =: $4d^{121}$, $4d^{122}$
$4d^2(M)$ Λ: $4d^{21}(m)$; $4d^{22}(M)$ π =: $4d^{221}$, $4d^{222}$
$4D(D_2)$ δ Λ: $5d(D_{21})$, $5D(D_2)$

TETHYS FIMBRIATA *L* (*VIGUIER 1898*)

UNIO COMPLANATA *Desh: (LILLIE 1895)*

2 | 4 | 8 | 16 | 17 | 23 | 26 | 27 | 28 | 29 | 32

$1a^{11}(a_1)$ — λ (f. 37)
$1a^1(a_1)$ — δ — $1a^{12}(a_{12})$
$1a(a_1)$ λ =
$1a^{21}(a_{111})$ — λ (f. 28)
$1a^2(a_{11})$ δ = $1a^{22}(a_{112})$ — λ (f. 28)
A δ ∧
$2a(a_2)$ δ
$1A(A)$ λ ∧
$2A(A)$ — δ — $3a(a_3)$ = $3A(A)$
AB δ =
$1b^{11}(b_1)$ — λ (f. 37)
$1b^1(b_1)$ — δ — $1b^{12}(b_{12})$
$1b(b_1)$ λ =
$1b^{21}(b_{111})$ — λ
$1b^2(b_{11})$ — δ = $1b^{22}(b_{112})$ — λ
B δ ∧
$2b(b_2)$ — δ
$1B(B)$ λ ∧
$2B(B)$ — δ — $3b(b_3)$ = $3B(B)$
O λ = ∧
$1c^{11}(c_1)$ — λ (f. 37)
$1c^1(c_1)$ — δ — $1c^{12}(c_{12})$
$1c(c_1)$ λ =
$1c^{21}(c_{111})$ — λ
$1c^2(c_{11})$ — δ = $1c^{22}(c_{112})$ — λ
C δ ∧
$2c^1(c_{21})$
$2c(c_2)$ — δ = $2c^2(c_{22})$ — δ = (f. 32)
$1C(C)$ λ ∧
$2C(C)$ — δ — $3c(c_3)$ = $3C(C)$
$1d^{11}(d_1)$ — λ — (f. 27)
$1d^1(d_1)$ — δ = $1d^{12}(d_{12})$ — π
CD δ = ∧
$1d(d_1)$ λ =
$1d^{21}(d_{111})$ — λ
$1d^2(d_{11})$ — δ = $1d^{22}(d_{112})$ — λ
D δ ∧
$2d^{11}(X)$ — δ (f. 12)
$2d^1(X)$ — λ — v
$2d(d_2=X)$ δ v
$2d^{12}(x_2)$
$2d^2(x_1)$ — λ (f. 29) — $2d^{21}(x_{11})$ = $2d^{22}(x_{12})$
$1D(D)$ λ v
$3d(d_3)$
$2D(D)$ — δ — ∧
$3D(D)$ — λ

42 45 46 47 48 49 54 57

$1a^{111}$ (a_1)
$1a^{112}$ (a_{13})

$1a^{211}$ (a_{1111})
$1a^{212}$ (a_{1112})
$1a^{221}$ (a_{1121})
$1a^{222}$ (a_{1122})
$2a^1$ (a_{21})
$2a^2$ (a_{22})

$4a$ (a_4)
$4A$ (A)

$1b^{111}$ (b_1)
$1b^{112}$ (b_{13})

$1b^{211}$ (b_{1111})
$1b^{212}$ (b_{1112})
$1b^{221}$ (b_{1121})
$1b^{222}$ (b_{1122})
$2b^1$ (b_{21})
$2b^2$ (b_{22})

$4b$ (b_4)
$4B$ (B)

$1c^{111}$ (c_1)
$1c^{112}$ (c_{13})

$1c^{211}$ (c_{1111})
$1c^{212}$ (c_{1112})
$1c^{221}$ (c_{1121})
$1c^{222}$ (c_{1122})

$2c^{21}$ (c_{221})
$2c^{22}$ (c_{222})

λ (f. 39)
$4c$ (c_4)
$4C$ (C)

$1d^{111}$ (d_1)
$1d^{112}$ (d_{13})
$1d^{121}$ (d_{121})
$1d^{122}$ (d_{122})

$1d^{211}$ (d_{1111})
$1d^{212}$ (d_{1112})
$1d^{221}$ (d_{1121})
$1d^{222}$ (d_{1122})
(x_3)

(X) — π = (λ) (p. 13)
$2d^{1121}$ (X) — π
$2d^{11211}$ (X) — δ — (x^5) (X) (X) (X) (X) (X)
$2d^{11212}$ (X) — δ — (x^5) (X (X) (X) (X) (X)
$2d^{1122}$ (x_4)

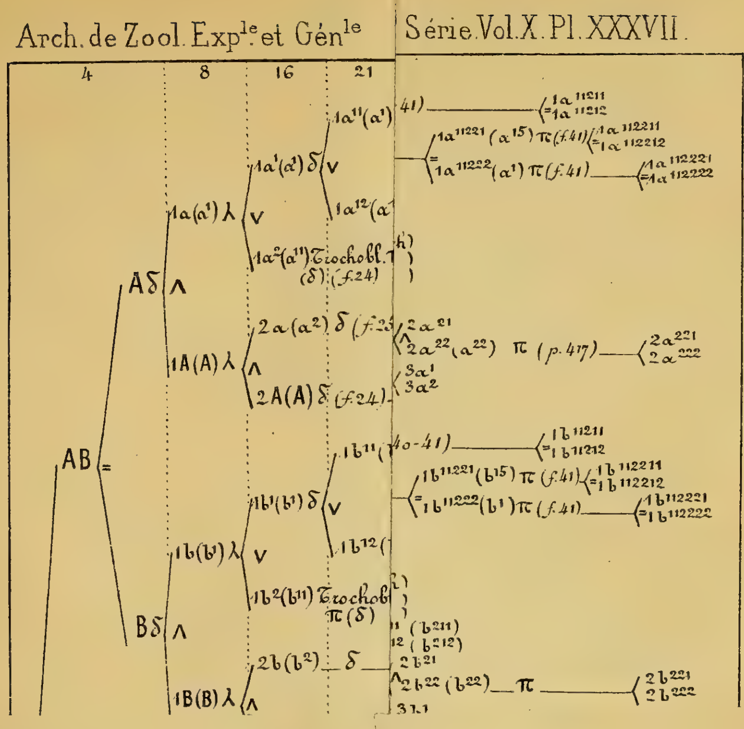
f. 33)
$2d^{211}$ (x_{111})
$2d^{212}$ (x_{112})

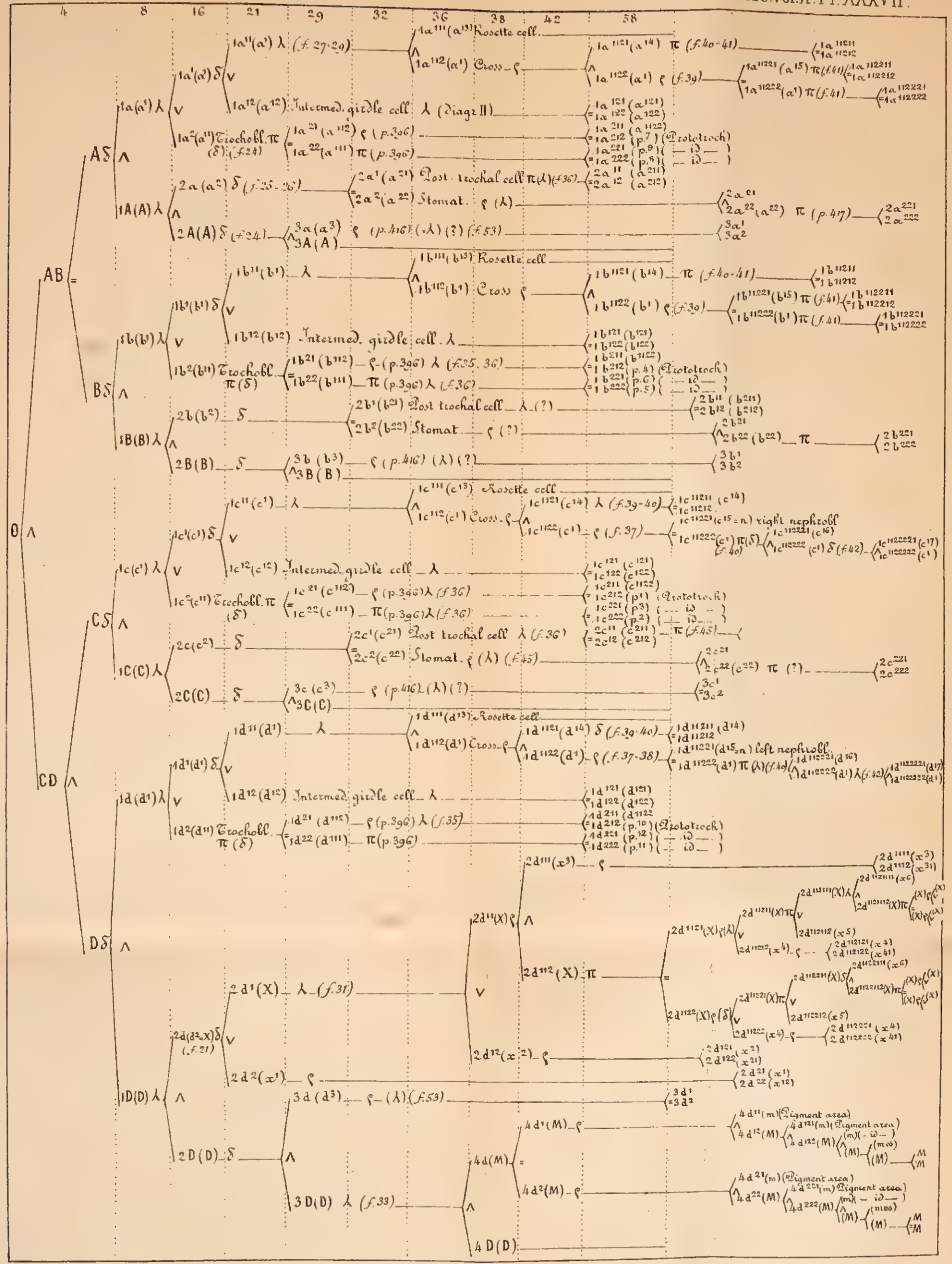
$4d$ (d_4 = M) — π
$4d^1$ (M) δ (f. 39) — $4d^{11}$ (m) $4d^{12}$ (M) (M) (M) (M) (M)
$4d_2$ (M) λ (f. 39) — $4d^{21}$ (m) $4d^{22}$ (M) (M) (M) (M) (M)
$4D$ (D)

- (MEISENHEIMER 1901)

2 4 8 16 17 23 26 27 28 29 32 33 42 45 46 47 48 49 54 57

DREISSENSIA POLYMORPHA *Pall* - (*MEISENHEIMER 1901*)


4
8
16
21
AB
Aδ
Bδ
1a(a¹) λ
1A(A) λ
1a¹(a¹) δ
1a²(a¹¹) Trochobl.
2a(a²) δ
2A(A) δ (f.24)
1a¹¹(a¹)
1a¹²(a
1b(b¹) λ
1B(B) λ
1b¹(b¹) δ
1b²(b¹¹) Trochobl
π (δ)
2b(b²) δ
1b¹¹
1b¹²
2a²¹
2a²²(a²²) π (p.417)
3a¹
3a²
2b²¹
2b²²(b²²) π
2b²²¹
2b²²²
2a²²¹
2a²²²



NEREIS LIMBATA. *Ehlers* (*WILSON 1892*)

4 | 8 | 16 | 32 | 64

O

AB λ

A δ

B δ

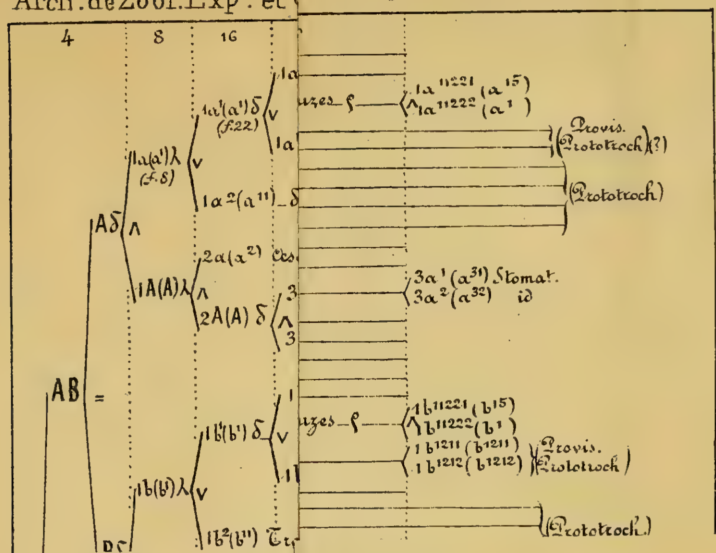
CD λ

C δ

D δ

AMPHITRITE ORNATA *Verrill* – (*MEAD 1897*)




4
8
16
AB
AΔ
1A(A)λ
2A(A) δ
1a(a')λ
(f.8)
1a'(a') δ
(f.22)
1a2(a'') δ
2a(a²)
3a¹(a³¹) Stomat.
3a²(a³²) id
1a¹¹²²¹(a¹⁵)
1a¹¹²²²(a¹)
Provis.
Prototroch (?)
(Prototroch)
1b(b')λ
1b'(b') δ
1b²(b'')
1b¹¹²²¹(b¹⁵)
b¹¹²²²(b¹)
1b¹²¹¹(b¹²¹¹)
1b¹²¹²(b¹²¹²)
Provis.
Prototroch
(Prototroch)

4 | 8 | 16 | 26 | 29 | 33 | 49 | 59 | 66 | 80

O ∧

AB =

AS ∧ — BS ∧

CD ∧

CS ∧ — DS ∧

CAPITELLA CAPITATA _Fabr_ (EISIG 1898)



4 | 8 | 16 | 25

$1a^{11111}$, $1a^{11112}$

$1a$, $1a^1$ δ, $1a\lambda$, $1a^{11}$, $1a^2$ δ, $1a^{21}$, $1a^{22}$

112121, 112122, 112211, 112212, 112221, 112222

AS, $2a$ δ, $2a^{1221}$, $2a^{1222}$

1Aλ, 2A δ

(Stomat) ϱ — $3a^{211}$, $3a^{212}$

(— id —) ϱ — $3a^{221}$, $3a^{222}$

$4a^1$, $4a^2$

ABλ, $1b^{11111}$, $1b^{11112}$

Dδ, (3Ss), (4Ss) λ, (4ss^1), (4ss^2), (5ss) λ, (5ss^1), (5ss^2), (4Ss) λ, (5Ss) λ, (6Ss) δ, (7Ss) — (growth tip), (7ss) δ, (7ss^1) id, (7ss^2) id, (6ss)

2d δ

$2d^{1222111}$, $2d^{1222112}$ (Dorsal cell of Paratroch)

$2d^{1222121}$, $2d^{1222122}$ (— id — id —)

$2d^{1222211}$, $2d^{1222212}$

$2d^{1222221}$ δ — $2d^{12222211}$, $2d^{12222212}$ (Paratroch) (— id —)

$2d^{1222222}$ δ — $2d^{12222221}$, $2d^{12222222}$

1Dλ, $2d^2$

λ — $2d^{2121211}$, $2d^{2121212}$

$2d^{2121221}$ λ — $2d^{21212211}$, $2d^{21212212}$ (Paratroch) (— id —)

$2d^{2121222}$ λ — $2d^{21212221}$, $2d^{21212222}$

$2d^{221}$, $2d^{222}$

$3d^{11}$ ϱ — $3d^{111}$, $3d^{112}$

$3d^{12}$ ϱ — $3d^{121}$, $3d^{122}$

ϱ — $3d^{211}$, $3d^{212}$ (Stomat π) — $3d^{2121}$, $3d^{2122}$

ϱ — $3d^{221}$, $3d^{222}$ (Stomat π) — $3d^{2221}$, $3d^{2222}$

2D δ

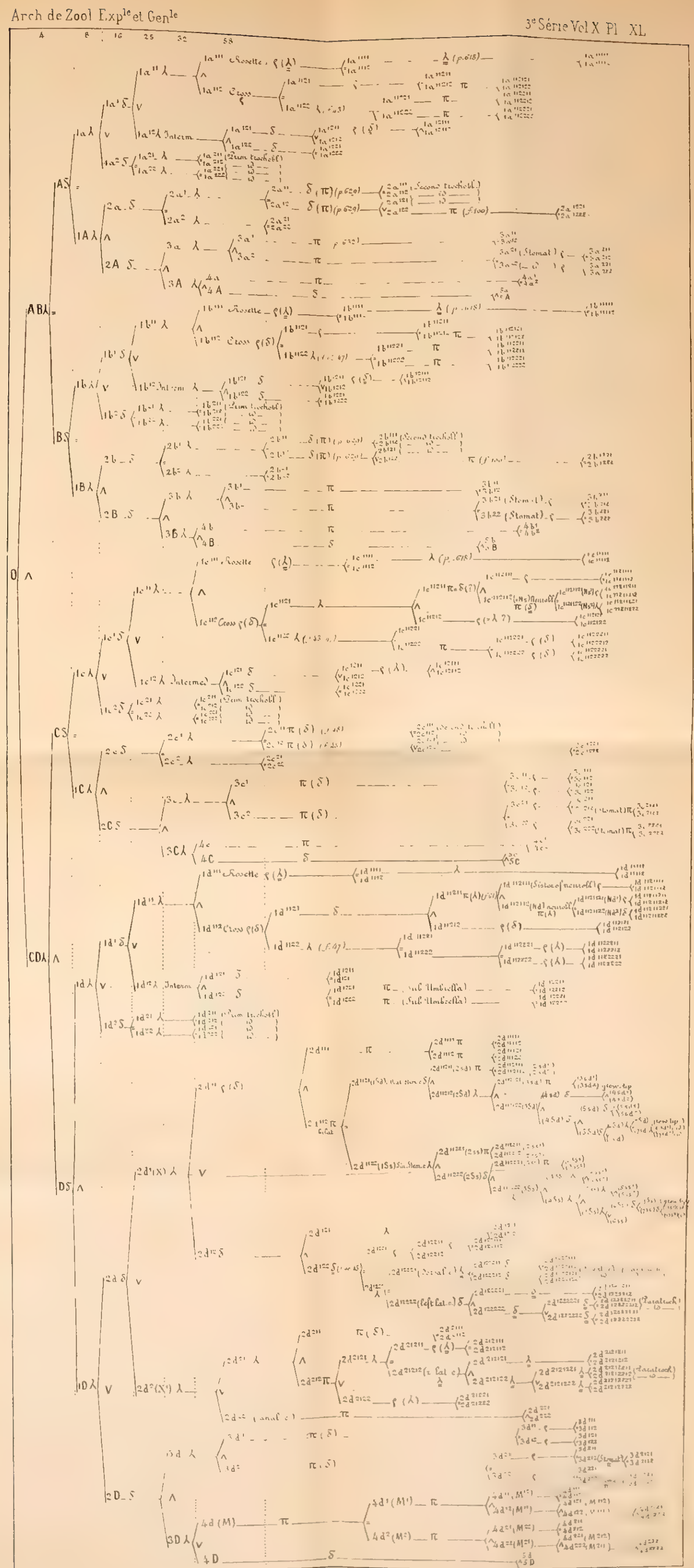
(M^12) — $4d^{111}$, $4d^{112}$

(M^11) — $4d^{121}$ (M 112), $4d^{122}$ (M 111) — $4d^{1221}$, $4d^{1222}$

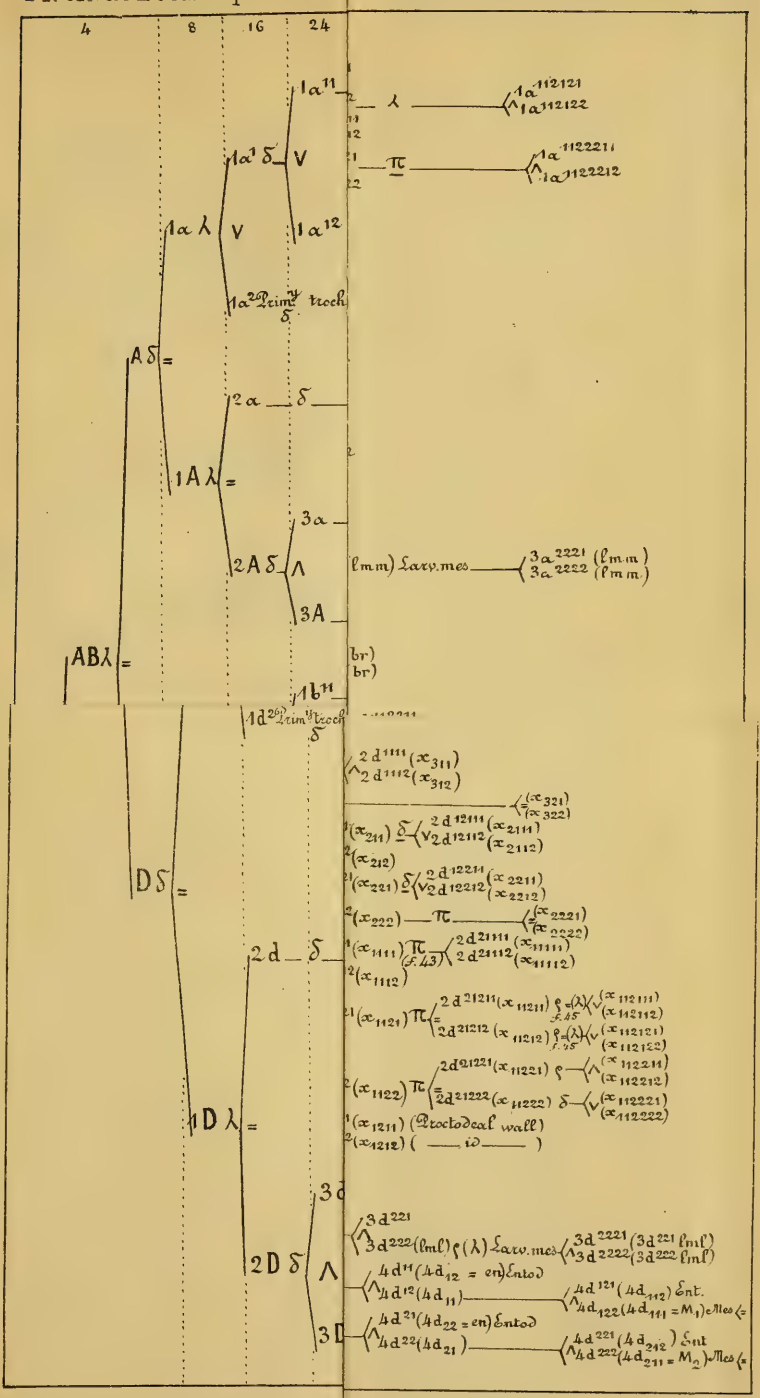
(M^22) — $4d^{211}$, $4d^{212}$

(M^21) — $4d^{221}$ (M 212), $4d^{222}$ (M 211) — $4d^{2221}$, $4d^{2222}$

5d, 5D



ARENICOLA CRISTATA *Stimpson* (CHILD 1900)

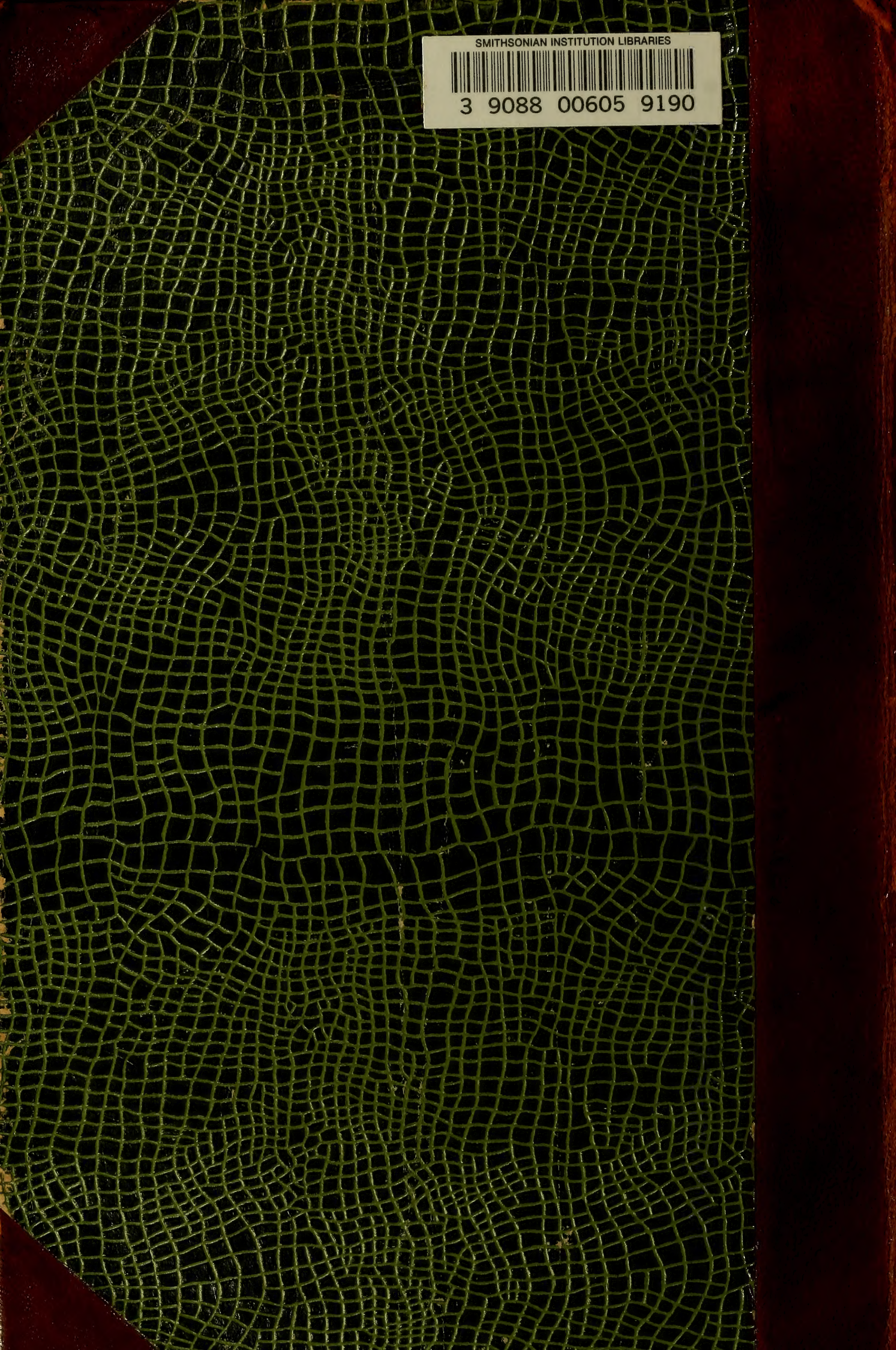

4
8
16
24
ABλ
Aδ
Dδ
1αλ
1Aλ
2Aδ
1Dλ
2Dδ
2d
3A
3α
2α
Prim. troch
Larv. mes
Proctodeal wall
Entod
Ent.
Mes

PODARKE OBSCURA *Verrill* (*TREADWELL 1901*)

4 | 8 | 16 | 28 | 48

$1a^{11}(ce_1)$ — δ (f. 20. pl. 34) — $1a^{111}(ce_1)$; $1a^{112}(ce_6)$
$1a^{1}(ce_1)$ δ (f. 14. pl. 34) —
$1a^{12}(ce_3)$ — $\varsigma(\lambda)$ (f. 19 pl. 34) — $1a^{121}(ce_5)$ = Scheitelz; $1a^{122}(ce_3)$
$1a(ce_1)\lambda$ = Urectod
$1a^{2}(ce_2)$ — δ (f. 15 pl. 34) — $1a^{21}(ce_2)$; $1a^{22}(ce_4)$
A(c)δ
$2a^{1}(cm_2)$
$2a(cm_1)$ $\pi(\delta)$ (f. 5 pl. 35) Urmesod. 1[ter] Ord.
$2a^{2}(cm_1)$ — λ (p. 339) — $2a^{21}(cm_3)$; $2a^{22}(cm_1)$
1A(c)λ
$3a(c_2m_1)$: Urmesod. 2[ter] Ord.
2A(c) δ (f. 14 pl. 34)
$4a(c)$ — ς (p. 338) — $4a^{1}(ac)$ Obere Entod; $4a^{2}(c)$
3A(c) Urentod λ (f. 17 pl. 35)
4A(cuen): Untere Ento.
AB λ
$1b^{11}(be_1)$ — δ (f. 20 pl. 34) — $1b^{111}(be_1)$; $1b^{112}(be_6)$
$1b^{1}(be_1)$ δ (f. 14 pl. 34 et 5 pl. 35)
$1b^{12}(be_3)$ $\varsigma(\lambda)$ (f. 19 pl. 34) — $1b^{121}(be_5)$: Scheitelz ?; $1b^{122}(be_3)$
$1b(be_1)\lambda$ = Urectod
$1b^{2}(be_2)$ — δ (f. 15. 16 pl. 34) — $1b^{21}(be_2)$; $1b^{22}(be_4)$
B(b)δ
$2b^{1}(bm_2)$
$2b(bm_1)$ $\pi(\delta)$ f. 5 pl. 35 Urmesod. 1[er] Ord.
$2b^{2}(bm_1)$ — λ (p. 339) — $2b^{21}(bm_3)$; $2b^{22}(bm_1)$
1B(b)λ
$3b(b_2m_1)$ Urmesod 2[ter] Ord.
2B(b) δ (f. 14 pl. 34)
$4b(b)$ — ς 338 — $4b^{1}(ac)$ Obere Entod; $4b^{2}(b)$
3B(b) Urentod λ (f. 17 pl. 35)
4B(buen) Untere Entod
O =
$1c^{11}(de_1)$ — δ (f. 20 pl. 34) — $1c^{111}(de_1)$; $1c^{112}(de_6)$
$1c^{1}(de_1)$ δ (f. 14 pl. 34 et 5 pl. 35)
$1c^{12}(de_3)$ $\varsigma(\lambda)$ (f. 19 pl. 34) — $1c^{121}(de_5)$: Scheitelz; $1c^{122}(de_3)$
$1c(de_1)\lambda$ Urectod
$1c^{2}(de_2)$ — δ (f. 15. 16 pl. 34) — $1c^{21}(de_2)$; $1c^{22}(de_4)$
C(d)δ
$2c^{1}(dm_2)$
$2c(dm_1)$ $\pi(\delta)$ (f. 14 pl. 34) Urmesod. 1[ter] Ord.
$2c^{2}(dm_1)$ — λ (p. 339) — $2c^{21}(dm_3)$; $2c^{22}(dm_1)$
1C(d)λ
$3c(d_2m_1)$ Urmesod 2[ter] Ord.
2C(d) — δ (f. 14 pl. 34)
$4c(d)$ ς (p. 338) — $4c^{1}(ac)$ Obere Entod.; $4c^{2}(d)$
3C(d)λ (f. 17 pl. 35) Urentod
4C(duen) = Untere Entod
CD λ
$1d^{11}(ae_1)$ — δ (f. 20 pl. 34) — $1d^{111}(ae_1)$; $1d^{112}(ae_6)$
$1d^{1}(ae_1)$ δ (f. 4-5 pl. 35)
$1d^{12}(ae_3)$ — $\varsigma(\lambda)$ (f. 19 pl. 34) — $1d^{121}(ae_5)$: Scheitelz; $1d^{122}(ae_3)$
$1d(ae_1)\lambda$ Urectod
$1d^{2}(ae_2)$ — δ (f. 15. 16 pl. 34) — $1d^{21}(ae_2)$; $1d^{22}(ae_4)$
D(a)δ
$2d^{1}(am_2)$
$2d(am_1)$ $\pi(\delta)$ (f. 14 pl. 34)
$2d^{2}(am_1)$ — λ (f. 9 pl. 35) — $2d^{21}(am_3)$; $2d^{22}(am_1)$
1D(a)λ
$3d(a_2m_1)$ Urmesod. 2[ter] Ord.
2D(a) δ (f. 14 pl. 34)
$4d(a)$ π (f. 17 pl. 35) — $4d^{1}(a_1)$; $4d^{2}(a_2)$
3D(a) λ (f. 16-17 pl. 35) Urentod.
4D(auen) Unt. Entod

DISCOCŒLIS TIGRINA *Blanchard* (LANG 1884)


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00605 9190